

R. Zeiller

Éléments de Paléobotanique

Georges CARRÉ & C. NAUD, Éditeurs

ÉLÉMENTS

DE

PALÉOBOTANIQUE

E. C. Jeffrey
Paris
17 July 1900

ÉLÉMENTS

DE

PALÉOBOTANIQUE

PAR

R. ZEILLER

Ingénieur en chef des Mines,
Professeur à l'École nationale supérieure des Mines.



PARIS

GEORGES CARRÉ ET C. NAUD, ÉDITEURS

3, RUE RACINE, 3

—

1900

ÉLÉMENTS

DE

PALÉOBOTANIQUE

INTRODUCTION

Il y a environ trois quarts de siècle qu'on a commencé à s'occuper sérieusement de l'étude des végétaux fossiles, et cette branche spéciale de la botanique, désignée sous les noms de Botanique fossile, de Paléontologie végétale, et plus couramment aujourd'hui sous celui de Paléobotanique, prend de jour en jour, grâce aux observations nouvelles dont elle ne cesse de s'enrichir, un développement plus considérable.

Les empreintes de plantes rencontrées dans les couches de l'écorce terrestre et principalement dans le terrain houiller avaient, du reste, dès la fin du XVIIe siècle, fixé l'attention des naturalistes, et des figures en avaient été données par certains auteurs ; mais quelque mérite qu'aient eu, pour leur époque, les travaux dont elles firent l'objet, notamment les ouvrages spéciaux publiés en 1709 par Scheuchzer sous le titre d'*Herbarium diluvianum*, et près d'un siècle plus tard, en 1804, par le Baron de Schlotheim sous celui de *Beitrag zur Flora der Vorwelt*, la connaissance de la flore fossile ne sortit de la période embryonnaire que lorsque furent créés les cadres d'une classification fondée sur la comparaison avec les végétaux vivants et qu'il devint possible de coor-

donner et de grouper rationnellement les échantillons recueillis. C'est en 1820 que furent établies par Schlotheim, d'une part, et par le Comte de Sternberg, de l'autre (1), les premières coupes génériques, dont quelques-unes ont été depuis lors conservées sans modification ; il n'y avait là toutefois que des traits encore incertains, mais en 1822 Adolphe Brongniart traçait, dans son mémoire *Sur la classification et la distribution des végétaux fossiles*, les grandes lignes d'un plan général méthodique, qu'il allait bientôt après, dans son *Prodrome d'une histoire des végétaux fossiles* paru en 1828, exposer dans tous ses détails, et qui a constitué la base solide sur laquelle s'est élevé l'édifice : il a été ainsi le véritable fondateur de la paléobotanique, et la voie qu'il a tracée n'a pas tardé à être suivie par un grand nombre de chercheurs.

Il ne saurait être question ici de faire l'historique du développement de nos connaissances sur la flore fossile, quelque intérêt qu'il puisse présenter ; mais il faut au moins rappeler les noms des auteurs des travaux les plus importants, de ceux qui ont le plus marqué dans la science. Pour ne parler que des morts, je citerai : en Angleterre, Lindley et Hutton, Witham, Binney, Williamson ; en Allemagne, Gutbier, Germar, Goldenberg, Gœppert, Schenk, Weiss ; en Autriche, Corda, Unger, Stur, O. Feistmantel, von Ettingshausen ; en Russie, Eichwald et Schmalhausen ; en Suisse, Gaudin et O. Heer ; en Italie, Massalongo, de Visiani, de Zigno ; en Amérique, Lesquereux, Newberry ; en France, Schimper et de Saporta ; à qui nous devons, dans des domaines divers, une si grande part de ce que nous savons aujourd'hui, les uns ayant porté leurs investigations sur les flores de tous les âges, les autres ayant appliqué plus spécialement leurs

(1) Schlotheim *b* ; Sternberg *a*. (Voir, pour la désignation des ouvrages auxquels se rapportent les lettres telles que *a* et *b*, la liste bibliographique des pages 387 à 404).

recherches soit à la végétation de la période paléozoïque, soit à celle de l'époque secondaire ou de l'époque tertiaire, quelques-uns s'étant plus particulièrement attachés à l'étude anatomique des débris végétaux à structure conservée rencontrés à différents niveaux, mais surtout dans les formations carbonifère et permienne.

Il y a vingt-cinq ans, Schimper a donné, dans son admirable *Traité de paléontologie végétale*, un exposé complet des connaissances acquises à ce moment, comprenant l'énumération et la diagnose de toutes les espèces de plantes reconnues à l'état fossile; mais, si cet ouvrage, qui a imprimé un nouvel essor aux études paléobotaniques en en rendant l'accès plus facile, constitue encore aujourd'hui un guide indispensable à tous ceux qui veulent s'occuper de paléontologie végétale, il ne correspond naturellement plus, sur un bon nombre de points des plus importants, à l'état actuel de la science. Bien des faits nouveaux ont également été enregistrés depuis la publication, beaucoup plus récente, de l'important *Handbuch* de Schimper et de Schenk (1); cependant celui-ci n'en reste pas moins, quant à présent, l'ouvrage d'ensemble le plus complet qui puisse être consulté, et il conservera toujours une haute valeur scientifique, à raison de la façon magistrale dont Schenk y a traité les Dicotylédones fossiles, avec un sens critique qui ne saurait être trop loué.

Outre ces deux œuvres capitales, je dois citer quelques autres ouvrages généraux, moins complets ou moins détaillés, mais de nature à rendre de grands services à ceux qui désirent s'initier à l'étude des végétaux fossiles : d'abord le *Cours de Botanique fossile* dans lequel M. B. Renault a traité successivement, de 1881 à 1885, les diverses classes de Cryptogames vasculaires et de Gymnospermes, et a résumé ses importantes observations personnelles sur la structure anatomique des principaux types végétaux de la

---

(1) Schimper *b*; Schenk *g*.

période paléozoïque; puis l'*Einleitung in die Palæophytologie*, dans laquelle le Comte de Solms-Laubach a exposé, d'une façon remarquablement complète et substantielle, ce que nous savons, au point de vue botanique, des représentants fossiles des Cryptogames cellulaires, des Cryptogames vasculaires et des Gymnospermes, en discutant les opinions émises quant à l'attribution des types litigieux et en faisant ressortir, le cas échéant, avec une parfaite netteté, les lacunes qu'il y aurait à combler et la direction dans laquelle devraient être poursuivies les recherches; ensuite l'ouvrage de Schenk, *Die fossilen Pflanzenreste*, conçu à peu près dans le même esprit que celui du Comte de Solms, mais comprenant en outre les Angiospermes, et où l'auteur a condensé, en ce qui concerne ces dernières, la substance de ses précieuses observations du *Handbuch*. Je signalerai enfin l'excellent *Lehrbuch der Pflanzenpalæontologie*, de M. le Dr Potonié, plus particulièrement destiné à faire connaître aux géologues les principaux types de Cryptogames vasculaires et de Gymnospermes susceptibles de servir à la détermination de l'âge des terrains, les autres groupes végétaux ne faisant l'objet que d'une rapide mention; et, en dernier lieu, l'ouvrage, en cours de publication, de M. A.-C. Seward, *Fossil Plants*, conçu surtout au point de vue botanique, et remarquable par sa clarté et sa précision.

Les sources de renseignements généraux ne manquent donc pas, quel que soit le point de vue auquel on s'intéresse, botanique ou géologique; aussi ne s'agit-il pas ici, quelque utilité qu'il pourrait y avoir à mettre entre les mains des lecteurs français un ouvrage du même genre que l'un ou l'autre de ceux que je viens de citer en dernier lieu, de rien tenter qui leur soit comparable. Un exposé complet, si résumé qu'il puisse être, des données actuelles de la paléobotanique exigerait, d'ailleurs, des développenrents beaucoup trop considérables; mais il m'a semblé qu'il ne serait pas impossible, tout en restant dans des limites raison-

nables, de donner un aperçu sommaire des principaux éléments dont se composent aujourd'hui nos connaissances relatives aux plantes fossiles.

Supposant, bien entendu, connues les formes vivantes, dont l'étude est du ressort de la botanique actuelle, je m'attacherai surtout à donner, pour chaque classe de végétaux, une idée des types éteints qui peuvent lui être rapportés, tout au moins des plus remarquables d'entre eux, à signaler les différences qui les séparent des types vivants dont ils se rapprochent le plus, et à montrer par quelle succession de formes on est passé peu à peu, des flores anciennes, à celles qui peuplent aujourd'hui notre globe. Je chercherai, en terminant, à dégager de l'ensemble des faits observés les enseignements généraux qu'il semble possible d'en déduire.

MODES DIVERS DE CONSERVATION
DES VÉGÉTAUX FOSSILES

Avant d'aborder l'examen systématique des principaux types végétaux reconnus à l'état fossile, il est nécessaire de dire quelques mots de l'état dans lequel se présentent les échantillons de plantes, toujours plus ou moins incomplets, que l'on rencontre dans les couches de l'écorce terrestre. Le plus souvent il s'agit de fragments d'étendue variable, tiges, écorces, rameaux, feuilles ou inflorescences, qui ont été entraînés dans les bassins de dépôt par des eaux tenant en suspension des éléments minéraux plus ou moins fins, concurremment avec lesquels ils ont peu à peu gagné le fond du bassin, et dans la masse desquels ils ont été ensevelis. Ces débris végétaux se montrent généralement étalés à plat dans le sens de la stratification, et comme, à raison de la différence de nature, ils ont d'ordinaire contracté avec la roche une adhérence moindre que les éléments propres de celle-ci n'en ont les uns avec les autres, leur surface de contact avec elle constitue une surface de moindre résistance suivant laquelle cette roche, schiste, grès ou calcaire, se fend ou se brise plus facilement que suivant toute autre direction ; si le fragment de plante ne se trouve pas ainsi mis à nu du premier coup dans toute son étendue, on peut presque toujours achever de le dégager en faisant sauter au burin, par pression ou par percussion, les portions de roche sous lesquelles il demeure partiellement caché.

Transformation en charbon. — Les débris de plantes ainsi enfouis dans les roches sont le plus souvent trans-

formés en charbon ; mais, malgré cette transformation, si la roche encaissante est à grain suffisamment fin, les moindres détails, les traits les plus délicats de la surface externe, qu'il s'agisse de feuilles, d'organes fructificateurs ou de tiges, sont le plus généralement parfaitement conservés : on voit nettement les moindres nervures des feuilles, les plus fines rides des écorces, et l'on peut même quelquefois, à l'aide du microscope, en ayant soin de n'employer que de faibles grossissements et en éclairant convenablemement l'échantillon, discerner avec plus ou moins de netteté le réseau épidermique : si l'on a affaire, notamment, à des frondes fertiles de Fougères encore munies de leurs sporanges, on peut fréquemment reconnaître la constitution de ceux-ci, et, s'ils sont annelés, la disposition et la structure de leur anneau. S'il s'agit de bois, on peut reconnaître à la loupe, quelquefois même à l'œil nu, surtout sur les plans de cassure passant par l'axe de la tige ou du rameau, des traces de structure assez nettes, et l'emploi du microscope permet, dans quelques cas, de distinguer, sur la surface de ces plans de cassure, le mode d'ornementation des trachéides ou des vaisseaux. On constate ainsi que les éléments des tissus se sont modifiés chimiquement et contractés plus ou moins fortement, mais sans se confondre et en conservant leur structure primitive : des coupes minces, d'une exécution difficile, mais réalisables cependant au moyen de la scie et du tour à émeri, permettent souvent, en ce cas, bien qu'elles laissent d'ordinaire quelque peu à désirer sous le rapport de la netteté, d'étudier au microscope la constitution anatomique de ces bois, ainsi qu'on le fait pour les bois vivants.

On peut, du reste, recourir encore, pour l'examen de ces bois, aux procédés chimiques, tels que les a indiqués M. von Gümbel (1), consistant à traiter par les réactifs oxy-

---

(1) Gümbel *a*.

dants, acide nitrique et chlorate de potasse, puis par l'alcool absolu, de minces esquilles, qu'on parvient ainsi à rendre suffisamment translucides pour en discerner la structure au microscope. On a pu parfois, par les mêmes moyens, étudier la constitution de fragments d'écorces transformés en charbon et offrant une épaisseur suffisante pour se prêter à une préparation ; mais lorsqu'il s'agit d'organes de faible épaisseur, comme des feuilles, la minceur et la fragilité de la lame charbonneuse qui les représente ne permettent plus guère de reconnaître si leurs tissus, en se transformant, ont conservé leur structure, ainsi qu'il y a lieu de le présumer d'après les constatations faites sur les bois et les écorces.

Dans quelques cas, la cuticule n'a pas subi une transformation aussi profonde que les tissus internes ; elle a conservé une certaine cohésion avec une légère élasticité, et l'on peut détacher de la roche des fragments plus ou moins étendus de limbe foliaire, et isoler la cuticule par l'action successive des réactifs oxydants, puis de l'ammoniaque, qui dissout l'acide ulmique formé par oxydation de la masse charbonneuse intérieure : ces fragments de cuticule se prêtent alors à l'examen microscopique comme s'ils provenaient d'une plante vivante.

Plus d'une fois l'application de ce même traitement chimique à des sporanges de Fougères, ou d'autres Cryptogames vasculaires de la flore houillère, m'a mis en possession des spores contenues à leur intérieur et encore en parfait état de conservation, et m'a permis de m'assurer que les corps fixés sur les bractées de certains épis étaient bien des sporanges et non des graines.

Je dois ajouter que quelquefois cette disparition des parties non cuticularisées des feuilles s'est réalisée naturellement, le système libéroligneux ayant toutefois persisté avec la cuticule, de telle sorte que la feuille est représentée par une mince pellicule brunâtre, translucide, sur laquelle se déta-

chent nettement les nervures, plus foncées ; tel est le cas de certains échantillons du terrain houiller du centre de la France. L'isolement des cuticules a pu aussi résulter d'une décomposition des tissus sous-jacents antérieure à l'ensevelissement des débris végétaux, comme c'est le cas pour le *Papierkohle* de la Russie centrale (1), formé d'un amoncellement de cuticules de rameaux de Lycopodinées, agglomérées par des matières ulmiques demeurées solubles dans l'ammoniaque.

Minéralisation. — Si la transformation de la matière végétale en charbon est le cas le plus habituel, ce mode de conservation est loin d'être le seul, et il n'est pas rare de rencontrer des débris végétaux, surtout des fragments de tiges, dont les tissus ont été complètement minéralisés, par l'action sans doute d'eaux faiblement chargées de silice, de carbonate de chaux, de carbonate de fer, ou parfois encore de phosphate de chaux ; non seulement les vides des cellules ont été remplis, mais les parois mêmes de celles-ci ont été imprégnées par la substance minérale, et la matière organique qui les constituait ayant donné à cette dernière une coloration plus ou moins foncée, ces parois apparaissent souvent aussi nettement limitées qu'à l'état vivant, avec tous les détails de leur organisation primitive. On peut alors, soit sur des sections polies, soit, mieux encore, sur des coupes minces convenablement dirigées, étudier la structure de ces échantillons silicifiés, carbonatés ou phosphatisés, aussi parfaitement que si l'on avait affaire à des végétaux vivants, et c'est ainsi qu'on a pu acquérir les notions si précieuses qu'on possède aujourd'hui sur la constitution anatomique de bon nombre des types végétaux de la période paléozoïque.

Le plus souvent ce sont des tiges qui ont été ainsi minéra-

---

(1) Zeiller *b*.

lisées, parfois encore debout, à la place même où elles avaient vécu, d'autres fois après leur chute, presque toujours en assez grand nombre sur un même point, formant ce qu'on appelle des « *forêts fossiles* », telles que celles des environs du Caire ou du Parc National des États-Unis ; la présence de ces tiges silicifiées paraît habituellement liée à la production de phénomènes éruptifs accompagnés de jaillissements de sources geysériennes, sans cependant qu'on ait pu jusqu'ici se rendre un compte exact du procédé par lequel s'est faite cette silicification des tissus. Plus rarement la minéralisation a porté, non pas seulement sur des tiges, mais sur des débris végétaux de toute nature, feuilles, inflorescences, graines, racines, rameaux de toutes dimensions, tombés sans doute dans des bassins où circulaient les eaux minéralisatrices, et qu'on retrouve empâtés dans des rognons plus ou moins volumineux, parfois dans des masses compactes de silice, comme aux environs de Saint-Étienne, de telle sorte qu'on n'en peut reconnaître la présence qu'en brisant les blocs qui les contiennent et en examinant la tranche des fragments.

De même on trouve parfois, disséminés dans certaines couches du terrain houiller, des rognons de fer carbonaté renfermant dans leur partie centrale un fragment de plante, rameau, feuille, épi ou graine, dont la présence a déterminé cette concentration de la matière minérale à son pourtour, mais dont la minéralisation est fréquemment demeurée imparfaite, certaines parties étant seules conservées avec leur structure, tandis que d'autres ont été simplement moulées, le dépôt s'étant fait seulement à leur surface sans pénétrer les tissus.

Substitution. — Dans d'autres cas, les débris végétaux ont donné lieu, consécutivement à leur enfouissement dans les sédiments, à des actions chimiques de diverses natures qui ont eu pour conséquence la disparition, partielle ou

totale, de la matière végétale, et son remplacement, soit immédiat, soit ultérieur, par une substance minérale, dans laquelle il n'y a plus alors à chercher aucune trace de la structure interne de la plante. C'est ainsi que dans certains gisements les échantillons de plantes se trouvent représentés, non plus par une matière charbonneuse, mais par de la pyrite de fer ou de cuivre, par de l'oxyde de fer, ou par de la séricite comme dans les schistes houillers des Alpes. La conservation est souvent, en pareil cas, fort imparfaite, et la détermination spécifique peut même devenir impossible, par suite de l'oblitération des caractères essentiels, particulièrement sur les échantillons séricíteux ou pyriteux.

Moulage. — La matière organique peut encore avoir disparu sans être remplacée par rien, et l'on n'a plus affaire qu'à des moules en creux, dont le vide correspond à l'organe primitivement enfermé dans la roche. Il en est très rarement ainsi pour les débris végétaux enfouis dans des sédiments déposés au sein des eaux ; mais c'est au contraire le cas le plus fréquent pour ceux qui ont été empâtés en plein air par des dépôts, soit calcaires, soit même siliceux, formés par des sources incrustantes ; de tels moulages peuvent également se rencontrer dans les cinérites, c'est-à-dire dans les masses de cendres volcaniques, telles que celles qu'on observe dans le Cantal et dans lesquelles ont été ensevelies les forêts qui vivaient sur les flancs des volcans de la région.

Ces moulages sont en général d'une grande finesse, et tous les détails superficiels s'y montrent très bien conservés ; on peut d'ailleurs, profitant des cassures ou des ouvertures qui mettent les vides internes en communication avec l'extérieur, restituer les organes empâtés avec leur forme et leur relief, en coulant dans ces vides du plâtre ou de la cire et en dissolvant ensuite, s'il s'agit de tufs calcaires, la roche encaissante par de l'acide chlorhydrique étendu.

M. Munier-Chalmas et M. B. Renault ont obtenu ainsi, avec les tufs de Sézanne, des préparations de feuilles et d'inflorescences d'une merveilleuse délicatesse.

Enfin, dans quelques cas, d'ailleurs assez rares, des fragments de plantes entraînés dans les bassins de dépôt ont pu, après avoir marqué leur empreinte sur le fond vaseux, être déplacés ou décomposés avant d'être recouverts par de nouveaux apports, de telle sorte que l'empreinte en creux laissée par leur face inférieure a donné lieu à un contre-moulage en relief sur la face inférieure du banc de roche déposé sur le fond après leur disparition. C'est ce que l'on appelle la fossilisation en demi-relief (1), et c'est par ce procédé qu'ont été conservés, beaucoup plus fréquemment que les moulages de débris végétaux, ceux des pistes tracées sur le fond des mers ou des lacs par les animaux qui y circulaient, pistes qu'on a souvent prises à tort pour des empreintes de plantes.

Empâtement dans la résine. — Il reste à mentionner un mode particulier de conservation, celui des débris végétaux qui ont été empâtés, au pied des arbres résineux d'anciennes forêts de la période tertiaire, par de la résine, transformée ultérieurement en ambre jaune : on retrouve ainsi parfois, dans des fragments d'ambre, des organes très délicats, des fleurs entre autres, en parfait état de conservation, dont l'étude a fourni à plusieurs paléobotanistes d'Allemagne, notammment à Gœppert, à Menge, à M. Conwentz, de très intéressants renseignements sur la flore de l'époque oligocène.

Combustibles fossiles. — En parlant de la transformation des débris végétaux en charbon, je n'ai envisagé que le cas où les divers fragments de plantes étaient restés séparés

---

(1) Saporta *g*.

les uns des autres par les sédiments minéraux déposés en même temps qu'eux ; mais il est arrivé souvent que les dépôts n'ont été formés que de matières végétales, soit parce que les eaux au fond desquelles celles-ci s'accumulaient n'étaient pas chargées d'éléments minéraux, soit parce que ces éléments, plus denses, avaient gagné le fond les premiers, tandis que les débris végétaux, plus légers, étaient entraînés plus loin. Ces débris végétaux ont subi ensuite, probablement sous l'action de ferments microbiens, des transformations chimiques qui ont eu pour effet d'augmenter leur teneur en carbone, l'hydrogène et l'oxygène étant éliminés sans doute à l'état de formène pour l'un, et d'acide carbonique pour l'autre. Ainsi se sont constituées des couches de combustibles fossiles de composition variable, la transformation étant, en général, d'autant plus profonde qu'on a affaire à des dépôts plus anciens, les combustibles de l'époque quaternaire se présentant à l'état de tourbes, ceux de l'époque tertiaire ou secondaire à l'état de lignites, et ceux de l'époque paléozoïque à l'état de houille ou d'anthracite, sans cependant qu'il y ait corrélation constante entre l'âge et la composition, certains gisements secondaires ou même tertiaires renfermant de véritables houilles, tandis qu'il existe quelques lignites d'âge houiller.

Les actions métamorphiques ont vraisemblablement joué un rôle dans ces transformations ; mais l'étude des conditions, encore très imparfaitement élucidées, dans lesquelles elles se sont accomplies, est plutôt du ressort de la géologie que de la paléobotanique. Il en est de même pour ce qui regarde le mode de formation de ces couches de combustibles, au sujet duquel je me bornerai à mentionner les deux théories en présence, celle de la formation par transport ou formation allochtone, et celle de la formation sur place ou formation autochtone, d'après laquelle ces amas de débris végétaux se seraient formés à la manière des tourbes ou dans des marécages analogues aux *swamps*

à Cyprès chauves de la Louisiane : il ne paraît pas douteux qu'il faille, suivant les cas, expliquer les faits tantôt par l'une et tantôt par l'autre de ces théories, certaines couches de combustibles, notamment certains lignites tertiaires, devant suivant toute vraisemblance leur origine à ce dernier mode de formation, et certains végétaux houillers paraissant bien avoir vécu à la place même où on les retrouve, tandis que, pour la houille elle-même, la théorie de la formation par transport, soutenue, dans des conditions un peu différentes, par M. Grand'Eury et par M. Fayol (1), recueille de jour en jour de plus nombreux adhérents, et voit se multiplier les observations tendant à en établir le bien-fondé.

En général, les débris végétaux dont l'accumulation a constitué ces couches de combustibles fossiles sont dans un tel état de division et de désagrégation qu'ils n'offrent plus rien de discernable et ne constituent plus qu'une masse à peu près homogène; on peut cependant reconnaître parfois, à la surface des lits de charbon, surtout s'il s'agit de charbons terreux, des feuilles et des écorces encore déterminables, au moins génériquement. D'autre part, les charbons, quel que soit leur âge, renferment presque toujours, en plus ou moins grande abondance, des fragments de bois à structure conservée, tantôt friables et tachant les doigts, comme le *fusain* des couches de houille, tantôt compacts et susceptibles alors d'être étudiés par les procédés que j'ai indiqués plus haut : c'est ainsi que les lentilles brillantes qu'on aperçoit sur la tranche de certains blocs de houille, se détachant nettement au milieu des parties mates qui les entourent, représentent souvent les sections de tiges de végétaux ligneux ou de Fougères arborescentes, à organisation encore discernable. Quant à la masse même du charbon, si elle n'offre habituellement aucune trace de structure, elle empâte d'ordinaire

(1) Grand'Eury *b*; Fayol *a*.

une quantité plus ou moins considérable de débris encore reconnaissables, tels que des éléments ligneux, vaisseaux ou trachéides, des fragments de cuticules, des grains de pollen, des spores, et quelquefois des Algues microscopiques. L'attaque par les réactifs oxydants, suivant la méthode de M. von Gümbel, permet de reconnaître avec plus ou moins de netteté la plupart de ces éléments; en la faisant suivre d'un lavage à l'ammoniaque, on obtient à l'état libre une bonne partie de ces petits organes, spores et grains de pollen notamment, qu'on peut alors étudier facilement; mais les autres étant dissous avec le charbon amorphe à l'état d'ulmates alcalins, il faut recourir à l'examen de plaques minces pour n'en laisser échapper aucun et se rendre un compte exact de tous les éléments encore organisés qui peuvent entrer dans la constitution du charbon. C'est ainsi que M. Renault et M. Eg. Bertrand ont pu constater (1) que certains combustibles minéraux, les *bogheads*, sont entièrement formés par l'accumulation d'Algues microscopiques, mélangées seulement d'une petite quantité de spores et de grains de pollen, tandis que ces derniers organes semblent au contraire dominer, par rapport aux Algues, dans un autre type particulier de combustible, très apprécié comme charbon à gaz, le *cannel coal* (2), ou du moins dans certaines variétés de cannels, ceux-ci étant loin d'offrir la même constance de composition que les bogheads.

---

(1) Renault *n;* Bertrand *b, c;* Bertrand et Renault *b, c, d.*

(2) Renault *o, v.*

CLASSIFICATION ET NOMENCLATURE
DES VÉGÉTAUX FOSSILES

A part les organismes microscopiques, tels que ceux qui viennent d'être mentionnés, les végétaux fossiles se présentent presque toujours à l'état de débris singulièrement incomplets et dans des conditions qui en rendent la détermination et le classement fort difficiles : les divers organes d'une même plante, fragments de tiges ou de rameaux, racines, feuilles ou portions de feuilles, inflorescences, graines, se rencontrent séparés les uns des autres, sans que rien, souvent, puisse mettre sur la trace de leur dépendance mutuelle. L'association fréquente de certains débris ne saurait même être invoquée comme une preuve de cette dépendance, car elle peut, au moins dans beaucoup de cas, être imputée à l'action des eaux qui les ont transportés, et qui, opérant parmi eux un classement mécanique dépendant à la fois de la grosseur et de la densité, ont déposé sur le même point du bassin dans lequel elles débouchaient les débris équivalents à ce double point de vue, quelle qu'en fût l'origine, séparant, au contraire, à raison de leurs différences de taille et de densité, les différents organes de la même plante. Il faut attendre, pour raccorder ceux-ci les uns aux autres, le hasard d'heureuses découvertes livrant à l'observation des fragments plus étendus, sur lesquels ils se montrent avec leurs relations naturelles ; mais jusqu'à ce que ces découvertes se produisent, on en est réduit à étudier séparément ces divers organes, ou du moins ceux

d'entre eux qui se trouvent représentés parmi les échantillons recueillis et qui consistent beaucoup plus ordinairement en organes foliaires ou caulinaires qu'en organes fructificateurs.

On ne peut donc, en général, pour la classification des végétaux fossiles, faire appel aux caractères tirés de l'étude de l'appareil fructificateur, lesquels sont précisément ceux qui servent de base à la classification des végétaux vivants ; mais il reste la ressource de comparer les organes dont on dispose à leurs homologues actuels et de rechercher parmi les plantes vivantes quelles sont celles avec lesquelles les échantillons examinés présentent le plus d'analogies. Comme, d'autre part, les grands groupes naturels de végétaux se distinguent presque toujours les uns des autres, même en n'envisageant que l'appareil végétatif, par un ensemble de caractères extérieurs, d'ordinaire faciles à saisir et à apprécier, un examen judicieux permet, en général, de déterminer les rapports des restes de plantes fossiles avec les grands groupes de la flore vivante, malgré l'absence des organes que dans l'étude de cette dernière on tient avec raison pour les plus essentiels. C'est ainsi, par exemple, qu'on reconnaîtra généralement sans difficulté une fronde de Fougère, un rameau de Conifère, une feuille de Palmier, sans avoir recours aux caractères botaniques fondamentaux qui caractérisent chacun de ces types de plantes.

Cependant, plus on remonte loin dans le passé, et moins on peut compter, pour l'appréciation des affinités, sur les caractères des seuls organes végétatifs, rien ne prouvant que les végétaux anciens n'aient pas offert des combinaisons dont nous n'avons plus d'exemple aujourd'hui, et les observations recueillies montrant au contraire que certains types de plantes de la période paléozoïque présentaient, dans la structure même de leurs tiges, des caractères que ne possèdent plus les représentants actuels des mêmes groupes, si bien que la constatation de ces caractères a pu faire

méconnaître assez longtemps la véritable nature des types en question.

Quoi qu'il en soit, et quelque incertitude qui puisse subsister sur la place à attribuer à quelques types végétaux à caractères ambigus, en réalité l'observation ultérieure des appareils de fructification est venue dans la plupart des cas confirmer les rapprochements fondés sur une appréciation judicieuse de l'ensemble des caractères de l'appareil végétatif, et a prouvé qu'on pouvait s'y confier, sans trop de risques d'erreur, pour la classification des végétaux fossiles.

Mais, à côté des difficultés que la disjonction des diverses parties d'une même plante apporte à la reconnaissance de ses caractères essentiels, elle en fait naître d'autres, d'un ordre différent et de moindre importance, qu'il est utile d'indiquer. Comme il fallait nécessairement désigner par des appellations distinctes les objets dont on avait à parler, on a été contraint de classer sous des noms génériques et spécifiques différents des organes pouvant appartenir à un même végétal, mais dont rien ne démontrait la dépendance : ainsi, pour les Fougères, les rhizomes ou les troncs arborescents, qu'on trouve toujours dépouillés de leurs feuilles, ont dû recevoir des noms génériques particuliers, tels que ceux de *Rhizomopteris* ou de *Caulopteris*, tandis que les frondes étaient classées dans d'autres cadres, de manière à ne rien préjuger des relations réciproques des uns et des autres ; ces troncs ont eux-mêmes donné lieu à l'établissement de plusieurs genres, suivant qu'on avait affaire à l'empreinte soit de l'écorce externe (*Caulopteris*), soit du cylindre ligneux central, dépouillé de son enveloppe radiculaire et de son écorce (*Ptychopteris*), ou bien à des échantillons à structure conservée ne laissant rien voir de leur surface extérieure (*Psaronius*), et ce n'est que plus tard qu'on a reconnu que ces trois noms se rapportaient simplement à des parties différentes ou à des états divers de conservation d'un seul

et même type de tiges. On a souvent aussi fait emploi, systématiquement, de terminaisons spéciales combinées avec un même radical pour désigner les divers organes d'un même type générique : par exemple *Sigillariostrobus* et *Sigillariophyllum* pour les épis fructificateurs et pour les feuilles détachées du genre *Sigillaria*, ce dernier nom restant réservé pour les tiges; ou encore *Cordaicladus*, *Cordaianthus*, *Cordaicarpus*, *Cordaixylon*, pour les rameaux, les inflorescences, les graines, les bois des *Cordaites*, ce nom générique demeurant réservé aux feuilles, pour lesquelles il a été créé.

La nomenclature paléobotanique présente ainsi cette particularité, qu'un certain nombre des termes génériques dont elle fait usage ne sont pas de simples dénominations, mais ont une signification particulière et impliquent, dans une certaine mesure, une définition. L'idée de donner un sens aux noms génériques avait même été plus largement appliquée à l'origine, où l'on était convenu que la combinaison de la terminaison *ites* avec un nom générique de la flore actuelle signifierait que le type fossile avait avec le genre vivant, sans pouvoir lui être formellement identifié, des rapports plus étroits qu'avec aucun autre; mais comme on a été plus d'une fois trompé par de fausses analogies, les noms de *Casuarinites*, de *Convallarites*, par exemple, ayant été appliqués à des plantes qui, appartenant en réalité aux Equisétinées, n'avaient aucun rapport avec les *Casuarina* ou avec les *Convallaria* et qu'on a dès lors débaptisées légitimement, on n'a pas tardé à reconnaître les inconvénients d'un système qui pouvait avoir pour conséquence une fâcheuse instabilité dans la nomenclature, et si on ne l'a pas radicalement abandonné, on en a du moins beaucoup restreint l'emploi.

On a d'ailleurs admis que la combinaison d'un nom générique de plante vivante avec telle ou telle terminaison indiquant la nature de l'organe observé n'impliquerait pas nécessairement une affinité botanique avec le genre vivant, mais

seulement un ensemble d'analogies, telles qu'on peut les constater sur l'organe auquel on a affaire : c'est ainsi que les noms d'*Acacioxylon* ou de *Ternstrœmiacinium* désigneront des bois ressemblant par tous leurs caractères aux bois des *Acacia* ou à ceux des Ternstrœmiacées, mais sans qu'on puisse affirmer qu'il s'agisse de plantes nécessairement alliées à ce genre ou à cette famille ; de même le nom de *Celastrophyllum* s'appliquera à des feuilles présentant la forme et la nervation de celles des *Celastrus* ou simplement même des Célastrinées, sans rien affirmer quant à la parenté réelle avec les types vivants dont le nom est rappelé. Par contre, le nom même du genre vivant sera employé, quel que soit l'organe observé, lorsque l'attribution générique sera certaine, quitte à désigner provisoirement sous des noms spécifiques différents les différents organes d'une même plante, tels, par exemple, que les cônes et les aiguilles d'une même espèce de Pin, jusqu'au jour où, les trouvant en dépendance mutuelle, on laissera de côté ~~le~~ nom le dernier en date pour ne conserver que le plus ancien.

Ce ne sont pas seulement, au surplus, les divers organes disjoints de la même plante qui peuvent donner lieu à l'établissement de noms différents, mais parfois aussi les diverses parties d'une même tige ou d'une même fronde, par suite de modifications des caractères d'un point à un autre, modifications que des échantillons plus complets peuvent seuls permettre de reconnaître comme dépendant simplement soit de la situation respective des parties observées, soit même de pures variations individuelles.

La nomenclature des végétaux fossiles comporte donc, par la force même des choses, un nombre de noms génériques et spécifiques très supérieur à celui qu'on aurait enregistré si l'on avait pu étudier les mêmes plantes à l'état vivant ; et si les paléobotanistes sont obligés d'y ajouter encore de nouveaux noms lorsqu'ils rencontrent des formes nouvelles ne rentrant pas dans les cadres existants, leurs recherches n'en

tendent pas moins à la simplifier peu à peu, le but qu'ils poursuivent étant d'arriver à une connaissance aussi complète que possible des plantes entrant dans la constitution des anciennes flores et de parvenir au raccordement de leurs différents organes, reproducteurs et végétatifs, qui peut seul permettre de fixer d'une façon définitive les rapports des types éteints les uns avec les autres et avec les types actuels. Il n'est sans doute pas permis d'espérer que nous connaissions jamais tous les végétaux qui se sont succédé à la surface du globe, et que nous puissions nous rendre un compte exact des lois qui ont présidé à leurs variations et aux transformations successives de la flore : les chances de conservation ont, en effet, toujours été trop réduites, aussi bien pour les plantes marines, à raison de leur constitution purement cellulaire, que pour les plantes terrestres, dont un trop grand nombre vivaient loin des bassins de dépôt ; mais les jalons que nous pouvons recueillir n'en sont que plus précieux et il n'en est que plus nécessaire de s'efforcer d'en multiplier le nombre et, par une juste interprétation, de donner à chacun sa véritable place.

EXAMEN SYSTÉMATIQUE

DES PRINCIPAUX TYPES DE VÉGÉTAUX FOSSILES

THALLOPHYTES

Les Thallophytes n'ont laissé dans les couches de l'écorce terrestre que des traces relativement peu abondantes de leur présence, leurs tissus offrant, à raison même de leur constitution, moins de résistance à la décomposition que ceux des plantes supérieures. On connaît cependant à l'état fossile un certain nombre d'Algues, réparties dans toute l'échelle des terrains, des Characées, et des Champignons.

ALGUES

On a longtemps regardé comme Algues fossiles toute une série d'empreintes, pour la plupart en demi-relief, affectant l'apparence de cordons ou de rubans à surface diversement ornementée, et qui ont été ultérieurement reconnues, grâce principalement aux travaux récents de M. Nathorst (1), pour n'être autre chose que le moulage, soit de pistes d'animaux, soit même simplement de traces ou de rides formées sur un fond vaseux ou sableux par l'entraînement de corps inertes ou par le ruissellement des eaux. La distinction est souvent fort difficile, et pour un certain nombre de

---

(1) NATHORST *c. l.*

types d'empreintes on reste encore incertain s'il faut les regarder comme des Algues sans analogues immédiats dans le monde vivant, ou comme des moulages de trous de vers ou de pistes d'animaux : les caractères sur lesquels on peut s'appuyer pour cette distinction consistent d'abord, bien entendu, dans les traces de structure qu'il est encore possible de découvrir dans quelques cas où la conservation est suffisamment bonne, puis dans la présence de matières charbonneuses dénotant l'existence primitive de tissus organisés et incompatible au contraire avec un simple remplissage minéral ; enfin la présence de petits organismes animaux, tels que Serpules ou Bryozoaires, fixés sur la surface du fossile examiné, prouvant qu'il s'agit bien d'un corps ayant pu leur servir de support et non d'un vide rempli, fournira souvent un indice utile en faveur de l'attribution aux Algues.

Il ne sera, bien entendu, question ici que des Algues véritables ou du moins des restes fossiles qu'on est réellement fondé à considérer comme appartenant à cette classe, à raison des ressemblances qu'elles offrent, soit dans leur structure, soit dans leur forme extérieure, avec les Algues actuelles. Les conditions de conservation dans lesquelles elles se présentent sont, d'ailleurs, extrêmement variables : un certain nombre d'Algues ont, comme on sait, les parois de leurs cellules imprégnées ou leur thalle lui-même incrusté extérieurement de matières minérales, comme les Diatomées, les Lithothamniées et certaines Siphonées ; ce sont naturellement celles qui ont été le plus fréquemment et le mieux conservées, et dont l'interprétation et l'attribution laissent le moins de prise au doute. Pour quelques-unes, la structure a été plus ou moins conservée, soit par une silicification ultérieure, soit par la transformation des thalles en masse charbonneuse à organisation encore discernable. Quant aux autres, la forme et le mode de division du thalle sont les seuls caractères qu'on puisse observer, et dans l'ignorance où l'on demeure au sujet des organes de reproduction

comme du mode de coloration du thalle, il est souvent fort difficile de préciser leurs affinités avec les types actuels.

Je mentionnerai d'abord les principaux représentants fossiles des groupes d'Algues connus à l'état vivant, et j'indiquerai ensuite les types les plus remarquables qui paraissent devoir être rapportés aux Algues, sans cependant que la place à leur attribuer dans la classification puisse être regardée comme définitivement fixée.

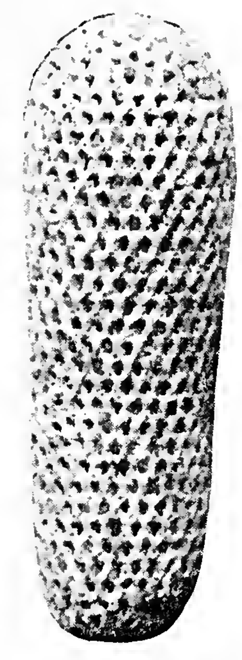
Dans l'ordre des Cyanophycées, la famille des Nostocacées paraît représentée à l'état fossile par quelques formes peu nombreuses, dont la plus ancienne serait une algue gélatineuse microscopique, *Gloioconis Borneti*, observée par M. B. Renault (1) dans un coprolithe permien et rapprochée par lui des *Glœocapsa* actuels. Certaines oolithes paraissent formées, d'autre part, par des organismes de cette même famille. Enfin on a signalé dans les couches tertiaires un *Nostoc*, dont l'attribution laisse, il est vrai, prise à quelque doute.

Dans l'ordre des Chlorophycées, une famille est nettement connue à l'état fossile, celle des Siphonées : elle est principalement représentée par des Algues calcaires appartenant au groupe des Siphonées verticillées, ou Dasycladées, auquel M. Munier-Chalmas (2) a montré qu'il fallait rapporter un grand nombre d'organismes secondaires ou tertiaires, considérés jusque-là comme des Foraminifères ou des Polypiers, appartenant notamment aux genres *Polytrypa* Defrance, du Tertiaire, lequel doit rentrer dans le genre vivant *Cymopolia*, *Dactylopora* Lamarck, du Tertiaire (fig. 1), *Thyrsoporella* Gümbel du même terrain, *Diplopora* Schafhautl, du Trias, *Gyroporella* Gümbel, du Permien et du Trias, retrouvé jusque dans le Crétacé, genres dont il n'y a pas lieu de détail-

(1) Renault *r*.

(2) Munier-Chalmas *a*.

ler ici les caractères distinctifs. D'une façon générale, ils se présentent sous la forme de tubes cylindriques, parfois divisés en articles, dont la cavité centrale correspond à l'axe du thalle, à paroi traversée par des perforations radiales, disposées en verticilles, correspondant aux appendices latéraux, à surface souvent divisée en compartiments hexago-



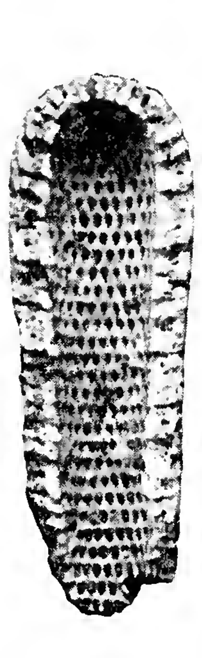


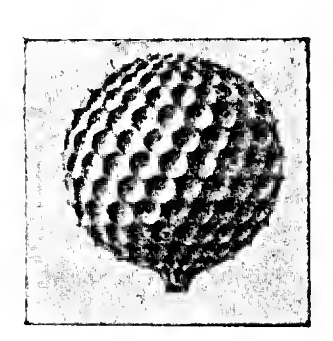
Fig. 1. — *Dactylopora cylindracea* Lamarck, de l'Eocène moyen. Echantillons du Bartonien du Fayel, l'un vu extérieurement, l'autre brisé à peu près suivant un plan diamétral, grossis 4 fois.

naux plus ou moins réguliers; certains de ces genres paraissent avoir joué un rôle considérable dans la formation des calcaires triasiques.

Plus récemment M. Stolley (1) a reconnu que les calcaires siluriens de la région de la Baltique, appartenant à l'étage ordovicien, étaient eux-mêmes en grande partie formés de types analogues d'Algues calcaires de la tribu des Dasycladées, offrant la forme de tubes cylindriques droits ou courbes, simples ou ramifiés, parfois de très petit diamètre, pour lesquels il a établi les genres *Arthroporella*, *Rhabdoporella*, *Vermiporella*, *Dasyporella*, *Palæoporella*, ce dernier voisin surtout du genre vivant *Bornetella;* il a montré en outre qu'il fallait également rapprocher de ce

(1) Stolley *a*, *b*, *c*.

même genre *Bornetella* divers autres organismes des mêmes calcaires siluriens, affectant une forme globuleuse plus ou moins régulière et appartenant, entre autres, aux genres *Cœlosphæridium* Eichwald, *Cyclocrinus* Eichwald (fig. 2),



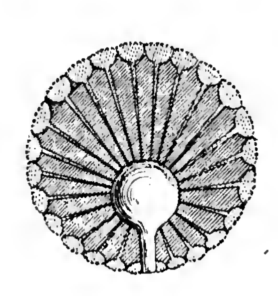


Fig. 2. — *Cyclocrinus porosus* Stolley, de l'Ordovicien de la Baltique. Vue extérieure schématique et coupe diamétrale, grossies 2 fois (d'après Stolley).

Mastopora Eichwald, qui avaient été jusqu'alors classés parmi les Polypiers. Il ne paraît guère douteux que le genre *Goniolina* d'Orbigny, du Jurassique, qui se présente sous la forme de corps ovoïdes allongés, parfois pédicellés, à surface divisée en aréoles hexagonales ombiliquées au centre (fig. 3), doive de même être classé parmi les Dasycladées, dans le voisinage du genre *Bornetella*.



Fig. 3. — *Goniolina geometrica* Rœmer (sp.) (*Gon. Janeti* Saporta), du Corallien de la Charente-Inférieure ; grandeur naturelle.

D'autres organismes longtemps problématiques, du Tertiaire, appartenant au genre *Acicularia* d'Archiac, ont été également reconnus par M. Munier-Chalmas pour des Dasycladées, voisines du genre *Acetabularia*, et l'attribution en a été définitivement confirmée par la découverte qu'a faite ultérieurement le Comte de Solms-Laubach (1) de ce même type à l'état vivant.

Les Siphonées à thalle dichotome de la tribu des Bryopsidées sont de même représentées dans le Tertiaire, par

(1) Solms *d*.

de petits corps ovoïdes creux, perforés à chaque extrémité, rencontrés dans l'Eocène parisien, constituant le genre *Ovulites* Lamarck, et représentant les articles d'une Algue appartenant probablement au genre vivant *Penicillus* (1).

Le genre *Caulerpa* a été également signalé à l'état fossile, notamment dans le Kimméridien d'Angleterre (2).

Il semble, en outre, qu'il faille rapporter à la tribu des Codiées (3) le genre *Sphærocodium* Rothpletz, du Trias alpin, et peut-être le genre *Girvanella* Nicholson et Etheridge, du Silurien d'Ecosse, qui se présentent sous la forme de concrétions de diamètre variable, formées de filaments unicellulaires entre-croisés et qui paraissent avoir pris l'un et l'autre une part importante à la constitution des roches dans lesquelles on les rencontre.

En tout cas les Codiées sont représentées dans l'Infracrétacé par un type générique demeuré longtemps énigmatique, trouvé par Toula dans le Néocomien supérieur de Serbie et décrit par lui sous le nom de *Boueina* : il est constitué par des corps calcaires cylindriques, à l'intérieur desquels on observe des tubes non cloisonnés, ramifiés par une série de dichotomies successives et offrant exactement, comme l'a montré M. Steinmann (4), la disposition et l'aspect de ceux qui forment le thalle des *Halimeda*, dont ce genre ne différerait guère, à ce qu'il semble, que par l'absence de ramification. Enfin le genre *Halimeda* a été lui-même reconnu en empreinte dans l'Eocène autrichien (5).

Des Desmidiées ont été observées dans quelques dépôts quaternaires, sous des formes semblables à celles de la flore actuelle.

---

(1) MUNIER-CHALMAS *b*.
(2) MURRAY *a*, *b*.
(3) ROTHPLETZ *a*.
(4) STEINMANN *a*.
(5) FUCHS *a*.

Enfin, l'existence à l'état fossile des Confervacées et des Cénobiées paraît probable, sans cependant que l'attribution des types qui leur ont été attribués soit absolument certaine. C'est dans cette dernière famille que MM. Bertrand et Renault rangent les Algues des bogheads, sur lesquelles je reviendrai un peu plus loin ; il faut sans doute aussi lui rapporter une Algue observée par M. Renault à l'intérieur de macrospores de Lépidodendrons du Culm (1), représentée par des thalles sphériques ou lenticulaires répartis dans une membrane gélosique tantôt continue, tantôt contractée en réseau ; M. Renault l'a désignée sous le nom générique de *Lageniastrum* et la compare au genre vivant *Cœlastrum*, de la tribu des Hydrodictyées.

Parmi les Phéophycées, la famille des Diatomées est celle qui est le mieux connue à l'état fossile, la présence de ces Algues microscopiques ayant été depuis longtemps constatée à différents niveaux du Tertiaire ou du Crétacé : la plupart des dépôts de tripoli sont formés presque exclusivement par leur accumulation, et on les rencontre également en abondance dans les guanos de divers gisements. Elles appartiennent presque toutes à des types génériques et même spécifiques encore vivants, et elles fournissent souvent de précieuses indications sur les conditions qui ont présidé à la formation des dépôts dans lesquels on les rencontre, certains de ces dépôts ne renfermant que des espèces d'eau douce, d'autres que des espèces marines, et d'autres encore des espèces d'eaux saumâtres. Jusqu'à ces dernières années, la connaissance des Diatomées fossiles ne remontait pas au delà du Crétacé supérieur ; mais M. Ries (2) en a trouvé, aux Etats-Unis, dans des couches argileuses apparténant au Crétacé moyen, peut-être même à la région supérieure de l'In-

(1) Renault *r*.
(2) Ries *a*.

fracrétacé, un certain nombre d'espèces qui paraissent identiques à des formes actuelles; de son côté, M. Cayeux (1) a reconnu des Diatomées dans la gaize du Cénomanien de l'Argonne et de la Belgique, ainsi que dans celle de l'Albien des Ardennes. Enfin, en 1896, M. Rothpletz a découvert (2) dans le Lias supérieur du Wurtemberg deux espèces qu'il a pu rapporter au genre vivant *Pyxidicula*, mais qui paraissent éteintes l'une et l'autre. Il ne paraît pas douteux, dès lors, qu'on retrouve des Diatomées dans les autres formations de la période secondaire, et peut-être en découvrira-t-on encore dans des terrains beaucoup plus anciens, bien que leur présence dans la houille d'Angleterre, annoncée il y a quelques années par M. l'Abbé Castracane, n'ait pas été confirmée par les observations ultérieures et paraisse avoir été indiquée à tort. Il semble en tout cas, d'après la comparaison des formes fossiles les plus anciennes actuellement connues avec les formes vivantes, que les Diatomées n'aient pas sensiblement varié pendant un immense espace de temps.

On a rapproché de cette famille d'Algues de petits organismes du Trias, désignés par Heer sous le nom générique de *Bactryllium*, qui présentent une forme et une ornementation très analogues, en effet, à celles des Diatomées ; mais leurs dimensions beaucoup plus grandes, allant jusqu'à 4 millimètres, et leur nature fréquemment calcaire rendent cette attribution singulièrement douteuse.

La présence des Fucacées dans le Tertiaire paraît devoir être regardée comme certaine, d'après la ressemblance parfaite de certaines empreintes de l'Oligocène avec des formes vivantes de cette famille, du genre *Cystoseira* notamment.

Enfin les Floridées sont représentées dans la flore fossile

(1) Cayeux *a*, *b*.
(2) Rothpletz *b*.

par un certain nombre de formes, dont les unes ont pu être étudiées anatomiquement, tandis que les autres ont été seulement observées en empreintes. Les premières sont des Algues incrustantes de la famille des Corallinacées, appartenant principalement au genre vivant *Lithothamnium*, et qui ont été rencontrées à différents niveaux, à partir du Jurassique supérieur, tantôt sous forme de concrétions sphéroïdales, tantôt constituant à elles seules des couches d'une grande importance, comme les calcaires à Nullipores du Tertiaire d'Autriche ou d'Algérie. Des coupes pratiquées dans la masse de ces roches ou dans ces concrétions mettent en évidence la structure cellulaire caractéristique des Lithothamniées, les coupes longitudinales notamment montrant des cellules rectangulaires régulièrement alignées suivant deux directions orthogonales. Les formes les plus anciennes, y compris celles de l'Eocène, diffèrent de celles des étages suivants du Tertiaire aussi bien que des formes vivantes par cette particularité (1), que les tétrasporanges, au lieu d'être groupés dans des conceptacles, sont isolés, et disposés suivant des zones parallèles (fig. 4); M. Rothpletz les considère comme constituant un genre, ou tout au moins un sous-genre distinct, pour lequel il a proposé le nom d'*Archæolithothamnium*.

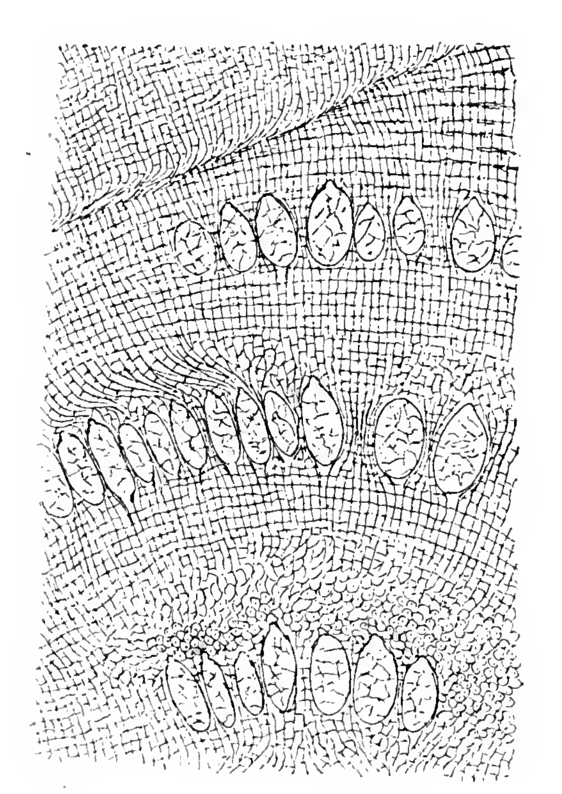


Fig. 4. — *Archæolithothamnium nummuliticum* Gümbel (sp.), de l'Eocène alpin. Coupe montrant trois séries de tétrasporanges. Gross. 50 diam. (d'après Rothpletz).

Il paraît assez probable qu'il faut de même rapporter aux Corallinacées, à raison de l'analogie de structure, le genre

(1) Rothpletz *a*.

Solenopora Dybowski (1), qui se trouve principalement dans les calcaires ordoviciens, mais qui se montre encore dans le Jurassique, et qui offre également des cellules rectangulaires allongées, accolées les unes aux autres de manière à former des zones parallèles ou concentriques, ainsi que des indices de conceptacles.

L'attribution est naturellement plus incertaine pour les simples empreintes n'offrant pas de structure conservée ; néanmoins la ressemblance que présentent avec diverses Algues vivantes de l'ordre des Floridées certaines expansions foliacées diversement ramifiées qui se rencontrent dans le Crétacé et dans le Tertiaire, et qu'on a classées notamment sous les noms génériques de *Delesserites* Sternberg et de *Halymenites* Sternberg, donne lieu de croire qu'il s'agit là bien réellement d'Algues très voisines pour le moins des *Delesseria*, des *Nitophyllum* et des *Halymenia* actuels (2).

A côté des Algues fossiles susceptibles d'être rapportées à des types actuellement vivants ou tout au moins rangées dans des familles bien déterminées, il en est d'autres dont la place dans la classification demeure incertaine, bien que leur attribution aux Algues soit incontestable pour les unes, infiniment vraisemblablep our les autres.

Je mentionnerai d'abord des thalles plus ou moins abondamment ramifiés, se divisant par dichotomie en lanières plus ou moins étroites, et affectant une grande ressemblance avec diverses formes d'Algues vivantes, sans qu'on puisse, à défaut de caractères suffisamment tranchés, préciser leurs affinités. On rencontre des empreintes ainsi constituées dans toute la série des terrains, à partir du Silurien, et on leur a donné les noms génériques les plus variés : je citerai,

---

(1) Brown *a*.

(2) Saporta *g* ; Bureau *b*.

entre autres, les *Haliserites* du Dévonien, les *Bythotrephis* des formations paléozoïques (fig. 5), sur quelques-uns desquels il a été possible de reconnaître au microscope l'existence de cellules tubuleuses attestant qu'on était bien en présence d'organismes végétaux et non de moulages de pistes d'animaux ou de rigoles formées par le ruissellement des eaux(1).

A raison de l'incertitude du classement de semblables empreintes, M. Seward a proposé récemment de s'en tenir au nom générique plus compréhensif d'*Algites*, qu'il a appliqué à des Algues du Wealdien d'Angleterre très analogues, les unes à des *Chondrus*, les autres à des *Catenella* de la flore actuelle (2).

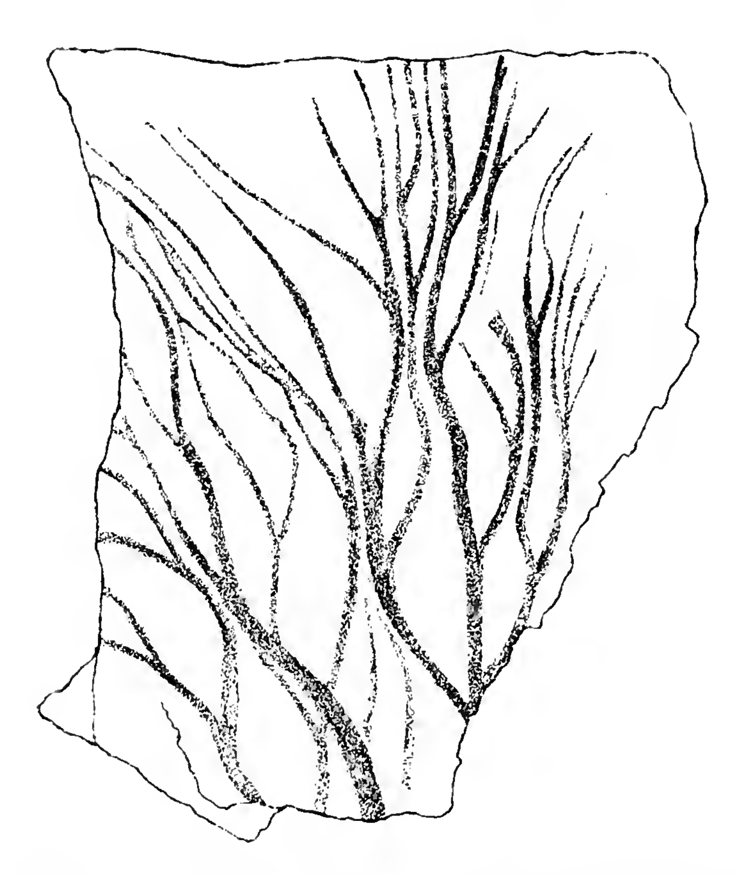


Fig. 5. — *Bythotrephis worstonensis* Kidston, du Culm d'Angleterre; grand. nat. (d'après Kidston).

On rencontre sur différents horizons du Crétacé et du Tertiaire des empreintes à ramification régulière, composées non plus de lanières aplaties, mais de filaments cylindriques plus ou moins grêles, disposés suivant le mode penné, et qu'on a désignées sous les noms de *Chondrites*, de *Gigartinites*, de *Phycopsis*, celui de *Chondrites* étant le plus généralement employé (fig. 6). Elles ont fait l'objet de longues discussions, et plusieurs auteurs les regardent plutôt comme des moulages de trous de vers que comme des Algues; toutefois les études récentes de

(1) Penhallow *c*; Kidston *h*.

(2) Seward *c*.

M. von Gümbel et de M. Rothpletz (1) ne laissent guère de doute sur l'attribution aux Algues, sinon, bien entendu, de toutes les empreintes décrites sous ces noms génériques, du moins des *Chondrites* typiques, tels que ceux du Flysch de la Suisse : M. Rothpletz a reconnu la présence, dans les axes et les rameaux des échantillons qu'il a étudiés, de

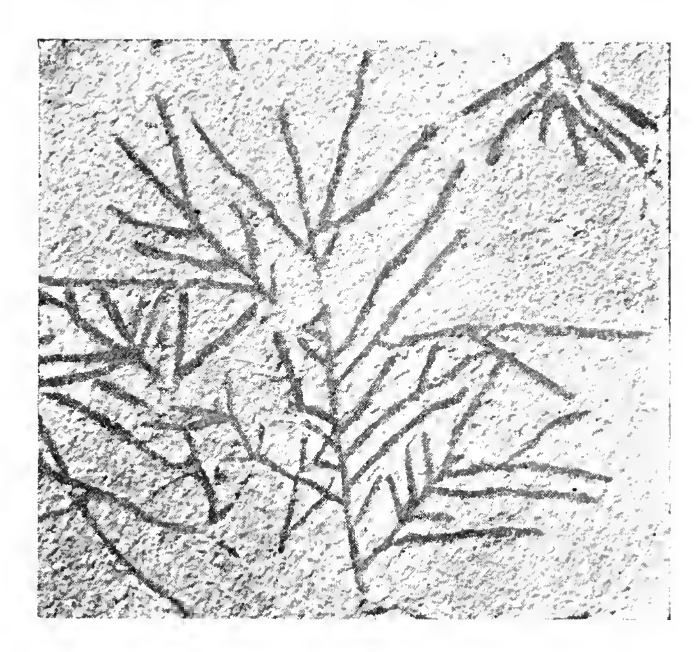


Fig. 6. — *Chondrites Targioni* Brongniart, des grès micacés turoniens à Fucoïdes des environs de Biarritz; réduit aux 3/4 de grand. nat.

particules charbonneuses qui n'existent pas dans la roche environnante et qui affectent la forme de petits tubes souvent ramifiés, parfois cloisonnés transversalement, attestant une organisation cellulaire, susceptible de faire songer, soit à des Floridées, soit à des Fucacées ou à des Laminariées.

Un autre type dont la place exacte demeure indécise est le genre *Nematophycus* Carruthers (*Nematophyton* Dawson) du Silurien et du Dévonien, représenté par des tiges à structure conservée dont le diamètre va parfois jusqu'à un mètre, et que Sir W. Dawson avait d'abord considérées comme appartenant à une Conifère et décrites sous le nom générique de *Prototaxites*. Les recherches de MM. Carru-

(1) Gümbel *b* ; Rothpletz *b*.

thers, Penhallow et Barber (1), portant sur diverses espèces provenant pour la plupart soit de la Grande-Bretagne, soit du Canada, ont établi que ces tiges étaient uniquement formées par des cellules tubuleuses d'ouverture variable, parfois brusquement renflées, présentant çà et là des ramifications, et coupées de cloisons transversales peu nombreuses et d'ordinaire peu nettes (fig. 7). M. Penhallow les rapproche des Laminariées, et en particulier des *Macrocystis*, sans cependant qu'on puisse encore tenir ces affinités pour définitivement démontrées.

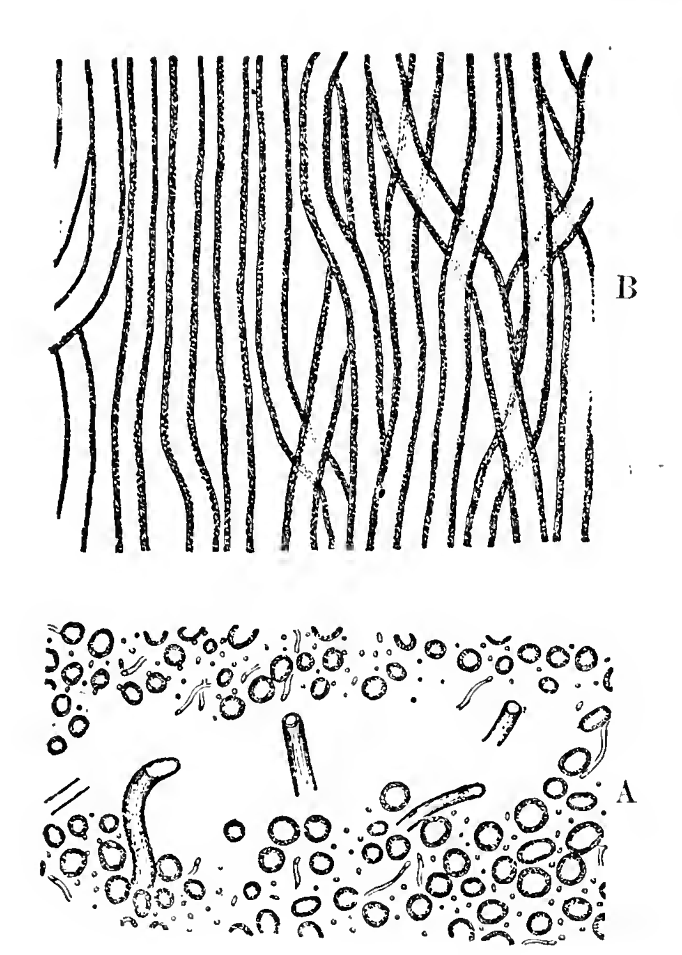


Fig. 7. — *Nematophycus Logani* Dawson (sp.), du Silurien et du Dévonien inférieur du Canada. Coupes transversale (A) et longitudinale (B), grossies (d'après Dawson).

Je citerai encore le genre *Pachytheca* Hooker, du Silurien supérieur et du Dévonien (2), qui se présente sous la forme de thalles sphériques de la grosseur d'un pois, formés de filaments cellulaires ressemblant à ceux des *Cladophora*, d'abord entre-croisés dans la région centrale, puis orientés radialement et souvent bifurqués au voisinage de la surface externe ; mais les affinités n'en sont pas assez accentuées pour qu'on puisse préciser la place à assigner à ce type générique.

Enfin, je mentionnerai les Algues des bogheads, découvertes et étudiées par M. B. Renault et M. Eg. Bertrand (3) ;

(1) Carruthers *d* ; Penhallow *a*, *d*, *f* ; Barber *b*.

(2) Barber *a*.

(3) Renault *n*, *r* ; Bertrand *b*, *c* ; Bertrand et Renault *b*, *c*, *d*.

ce sont des Algues gélatineuses microscopiques, à thalle sacculaire creux, formé d'une seule assise de cellules, continue, entourant un vide central : dans le genre *Pila*, rencontré surtout dans les bogheads d'Europe, les thalles affectent une forme sphérique ou ellipsoïdale à peu près régulière (fig. 8); les thalles du *Pila bibractensis*, dont l'accumulation a formé les bogheads de l'Autunois, mesurent en moyenne 170 à 180 μ de diamètre, et on en compte

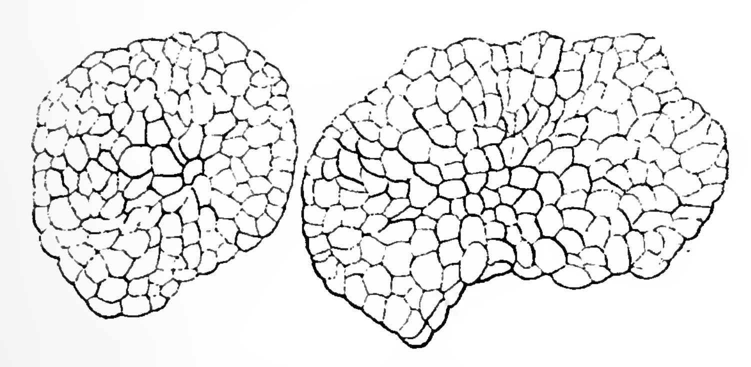


Fig. 8. — *Pila bibractensis* Bertrand et Renault, du Boghead de l'Autunois, Thalles vus en dessus ; gross. : 120 diam. (d'après C. E. Bertrand).



Fig. 9. — *Reinschia australis* Bertrand et Renault, du *Kerosene Shale* de la Nouvelle-Galles du Sud. Section horizontale de jeunes thalles; gross. 540 diam. (d'après C. E. Bertrand).

250.000, quelquefois jusqu'à un million, par centimètre cube. Dans le genre *Reinschia,* observé dans les bogheads d'Australie, les thalles, de dimensions analogues à celles des *Pila*, mais plus variables, sont formés de cellules plus fortement épaissies, et offrent une surface mamelonnée; ils affectent fréquemment un aspect cérébriforme (fig. 9); ils sont habituellement plus serrés que ceux des *Pila*, et leur nombre varie de 3 à 12 millions par centimètre cube.

Ces Algues rappelaient sans doute, par leur abondance et leur rapide multiplication, les *fleurs d'eau* de la flore actuelle, mais leur place dans la classification reste quelque peu incertaine ; MM. Renault et Bertrand les rapportent aux Cénobiées, avec lesquelles elles ont ce caractère commun, que le développement des thalles ne résulte que de l'accroissement des cellules en dimensions, sans multiplication de leur nombre.

Dans certains bogheads de Russie, appartenant à l'étage du Culm, M. Renault a observé (1) un autre type d'Algues, à thalle constitué par des filaments articulés, rayonnants, plusieurs fois dichotomes, formant des bouquets hémisphériques ou globuleux, qu'il a désigné sous le nom générique de *Cladiscothallus*, et qu'il compare, quant au port général, aux *Chætophora*; mais les affinités réelles en demeurent indéterminées.

Si les divers types d'Algues que je viens de mentionner ne peuvent, faute de renseignements plus complets, recevoir dans la classification une place définitive, on peut dire du moins qu'ils ne s'écartent par aucun trait saillant des formes que nous connaissons à l'état vivant, et il ne semble pas que les plantes de cette classe aient affecté jamais des caractères bien différents de ceux qu'elles nous offrent aujourd'hui.

CHARACÉES

Les Characées se montrent en assez grand nombre à l'état fossile dans les couches tertiaires, dans celles du bassin de Paris notamment, représentées le plus souvent par des oogones détachés, plus rarement par des fragments de tiges dont on peut encore discerner la structure héliçoïdale caractéristique. On en a en outre observé, mais beaucoup plus clairsemées, sur divers niveaux du Crétacé et jusque dans le Jurassique ; on a même signalé une Characée dans le Muschelkalk des environs de Moscou, laquelle serait le plus ancien représentant de cette classe.

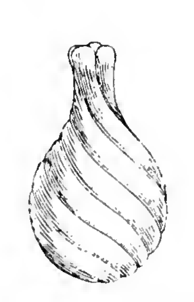


Fig. 10. — *Lagynophora liburnica* Stache. Oogone, grossi 16 fois (d'après Stache).

A l'exception d'un type particulier, caractérisé par ses

(1) Renault *r*.

oogones ovales, prolongés à leur sommet en forme de col de bouteille (fig. 10), que M. G. Stache (1) a rencontré dans les couches de la Dalmatie formant passage entre le Crétacé et le Tertiaire, et qu'il a désigné sous le nom générique de *Lagynophora*, toutes les Characées fossiles rentrent directement dans les genres vivants *Chara* et *Nitella*, aussi bien les plus anciennes que les plus récentes.

CHAMPIGNONS

On a observé fréquemment à l'état fossile des Champignons parasites ou saprophytes, soit à l'intérieur des tissus de tiges, de racines ou de graines à structure conservée, soit à la surface d'écorces ou de feuilles se présentant en empreintes, soit encore dans des coprolithes, et l'on a reconnu en eux des formes généralement très voisines des types actuels, se répartissant dans les divers ordres entre lesquels se divise la classe des Champignons (2).

Les Myxomycètes sont représentés à l'époque carbonifère par des masses protoplasmiques irrégulières, semblables à des plasmodes d'Endomyxées, observées par M. Renault (3) dans des écorces de Lépidodendrons du Culm de l'Autunois et du Roannais. Il faut sans doute aussi leur rapporter le genre *Bretonia*, établi par MM. Bertrand et Hovelacque sur des thalles de forme variable rencontrés principalement dans les dépôts houillers de l'époque westphalienne (4).

Aux Oomycètes appartiennent de même divers Champi-

(1) Stache *a*.

(2) Meschinelli *b*.

(3) Renault *r*.

(4) Bertrand *b*; Bertrand et Renault *b*.

gnons parasites observés à l'intérieur de tissus végétaux dès l'époque houillère et permienne, et dans lesquels on a reconnu des Chytridinées, des Mucorinées et des Péronosporées.

La présence des Urédinées a été également constatée par M. Renault dès l'époque du Culm (1), des macrospores de Lépidodendrons lui ayant offert, fixées sur leurs parois internes, des téleutospores semblables à celles de certains *Puccinia*. On a observé en outre de nombreux *Puccinia* et *Æcidium* sur des feuilles de l'époque tertiaire.

On a signalé surtout, à l'état fossile, un grand nombre d'Ascomycètes, appartenant notamment aux groupes des Pyrénomycètes, des Discomycètes, des Hyphomycètes, parasites sur les feuilles ou à l'intérieur des tiges des plantes les plus variées, et à tous les niveaux ; les uns observés seulement en empreintes, comme les *Excipulites* houillers formant des pustules sur les folioles de diverses Fougères, et comme les *Sphærites*, *Dothidites*, *Hysterites*, *Phacidites*, etc., qui se montrent sur des feuilles de différents végétaux, depuis le Houiller jusqu'au Tertiaire ; les autres rencontrés dans des échantillons à structure conservée, et dont on a pu étudier les périthèces, les conidies, ou les spores.

Le rôle capital que les Schizomycètes ou Bactériacées jouent dans la décomposition des matières organiques, et à raison duquel on peut les considérer presque comme des agents chimiques, était de nature à faire penser que leur apparition à la surface du globe avait accompagné celle des premiers êtres organisés, mais on pouvait douter

---

(1) Renault *r*.

de la possibilité d'en reconnaître l'existence à l'état fossile; cependant M. Van Tieghem (1) a pu, en 1879, constater la présence du *Bacillus Amylobacter* dans des débris végétaux silicifiés du terrain houiller de Saint-Étienne, et dans ces dernières années les recherches de M. Renault (2) ont établi que les Bactériacées se retrouvaient en abondance dans presque tous les débris organiques fossiles, animaux ou végétaux, ossements, écailles de poissons, coprolithes, tiges, graines, silicifiées ou transformées en charbon, et cela quel que soit leur âge. Ce sont presque toujours, soit des Bactéries coccoïdes, des Microcoques,



Fig. 11. — *Bacillus vorax* Renault, du Culm de l'Autunois. Grossissement : 400 diamètres (d'après Renault).

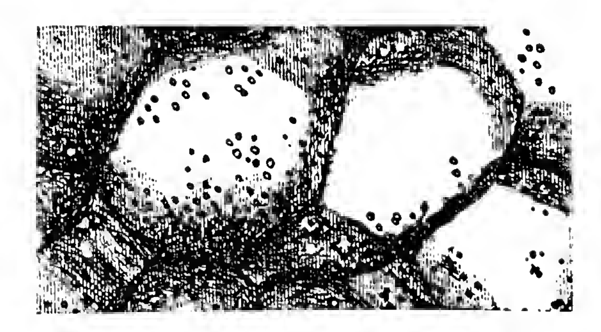


Fig. 12. — *Micrococcus Guignardi* Renault du Stéphanien de Saint-Étienne. Tissu cellulaire envahi par les Microcoques : très fortement grossi (d'après Renault).

soit des Bactéries bacillaires, des Bacilles, présentant la forme de bâtonnets droits ou courbes, isolés ou réunis en chaînettes, et dans lesquels le protoplasme se montre parfois condensé en masses sphériques qui doivent être des spores (fig. 11). Etant donné le polymorphisme bien connu des Bactériacées, la délimitation spécifique des formes fossiles présente des difficultés toutes spéciales, et pour ne pas risquer de confondre sous une même appellation des organismes distincts, on est forcément conduit à multiplier les noms spécifiques, en se guidant, comme l'a fait M. Renault, sur le rôle que ces organismes paraissent avoir

(1) Van Tieghem *a*.

(2) Renault *p*, *r*, *s*.

joué et sur le niveau géologique auquel ils appartiennent. Les Microcoques sont les plus fréquents : on en observe dans la plupart des échantillons un peu altérés, s'attaquant d'abord, à ce qu'il semble, aux tissus cellulaires (fig. 12), tels que la moelle et les rayons médullaires des tiges ligneuses. Dans toutes les formations qui lui ont fourni des échantillons à structure conservée, M. Renault a reconnu deux types de Microcoques, différant par leurs dimensions comme par leur mode d'action, les plus petits, tels que *Micrococcus hymenophagus* Renault, détruisant les membranes moyennes et dissociant les cellules ; les plus gros, tels que *Micrococcus Guignardi* (fig. 12), s'attaquant aux épaississements des parois et faisant parfois disparaître toute trace d'ornementation sur les trachéides comme sur les cellules, de manière à en rendre les caractères méconnaissables. Après avoir accompli leur action, les Bactériacées se groupaient fréquemment en zooglées sphériques, qu'on observe alors, tantôt libres, tantôt occupant le centre des cellules dans les tissus incomplètement détruits. Ainsi qu'on devait s'y attendre, on retrouve dans les combustibles fossiles eux-mêmes des Bactériacées en abondance, et M. Renault est porté à voir en elles les agents mêmes de la transformation en houille ou en lignite (1), c'est-à-dire de l'élimination plus ou moins complète de l'hydrogène et de l'oxygène de la matière végétale et de l'augmentation de la teneur en carbone, sans qu'il soit toutefois possible de rien affirmer à cet égard.

Les Hyménomycètes sont représentés par quelques Agaricinées et Polyporées trouvées dans les couches tertiaires ; peut-être faut-il leur attribuer également certains thalles filamenteux du Houiller d'Angleterre décrits par MM. Han-

---

(1) Renault *t*, *u*.

cock et Atthey (1) sous le nom générique d'*Archagaricon*.

Enfin, un certain nombre de Lichens, appartenant à des genres vivants, ont été observés dans le Tertiaire, soit sur des écorces de troncs d'arbres des lignites, soit sur des feuilles ou des rameaux conservés dans l'ambre.

---

(1) Hancock et Atthey *a*.

MUSCINÉES

On ne connaît qu'un nombre très restreint relativement de Muscinées fossiles, appartenant les unes à la classe des Hépatiques, les autres à celle des Mousses, les conditions dans lesquelles vivent ces plantes étant en général peu favorables à l'entraînement de leurs débris dans les bassins de dépôt et à leur conservation dans les sédiments. La plupart ont été trouvées dans des couches tertiaires, principalement dans des tufs de différents âges ou dans l'ambre du Nord-Est de l'Allemagne ; elles offrent les plus grandes ressemblances avec des types vivants, sans cependant que l'on ait pu toujours arriver à des déterminations certaines, à raison de l'absence presque constante des organes de fructification.

HÉPATIQUES

Les Hépatiques sont représentées dans le Tertiaire par des Marchantiées, appartenant notamment au genre *Marchantia*, ainsi que par des Jongermanniées, trouvées les unes dans l'Eocène, les autres dans l'Oligocène, mais trop fragmentaires en général pour être susceptibles d'une détermination précise.

Dans les formations antérieures au Tertiaire on n'en connaît que quelques-unes : les plus anciennes, désignées par M. Raciborski sous le nom générique de *Palæohepatica*, observées dans le Trias supérieur de la Haute-Silésie et dans

le Jurassique inférieur des environs de Cracovie (fig. 13), affectent l'aspect de thalles aplatis, à ramification dichotome, très analogues à ceux des Marchantiées (1) ; un *Marchantites*, entièrement semblable d'aspect à certaines formes vivantes de *Marchantia*, a été signalé par M. Seward (2) dans le Wealdien d'Angleterre.

Le Marquis de Saporta a reconnu en outre dans l'Urgonien

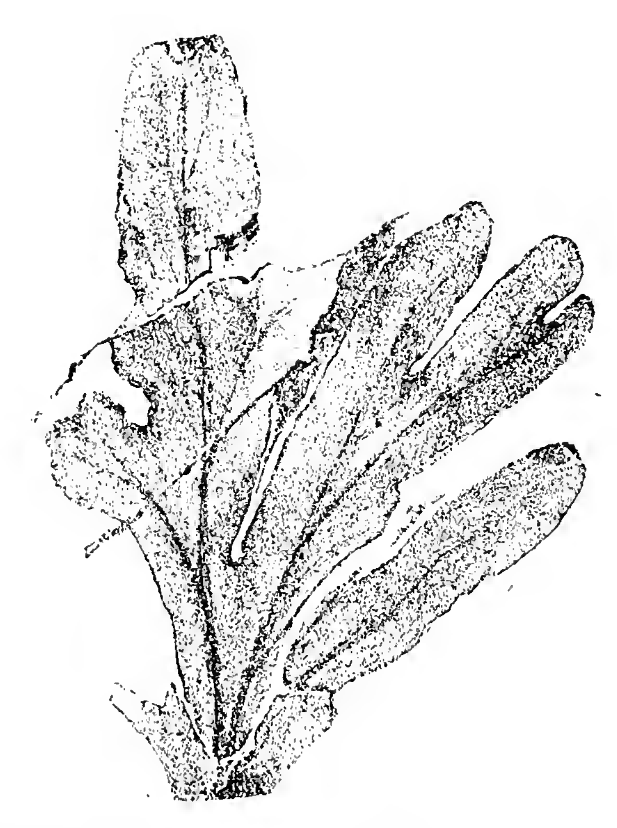


Fig. 13. — *Palæohepatica Rostafinskii* Raciborski, du Lias de Cracovie; grand. nat. (d'après Raciborski).

du Portugal (3) des débris de thalles dichotomes qu'il a rapportés au genre *Blyttia*, et une petite tige feuillée qui paraît appartenir aux Jongermanniées et qu'il a décrite sous le nom générique de *Jungermannites*.

Enfin M. Knowlton a rencontré dans les couches de passage du Crétacé au Tertiaire appartenant au système américain de Laramie, des thalles dichotomes à lobes arrondis,

(1) Raciborski *c, d.*
(2) Seward *c.*
(3) Saporta *p.*

qu'il a désignés sous le nom de *Preissites*, à raison de leur ressemblance avec ceux des *Preissia* (1).

MOUSSES

Les Mousses proprement dites ne sont guère moins rares que les Hépatiques. Parmi celles du Tertiaire, quelques-unes ont été, exceptionnellement il est vrai, rencontrées avec des fructifications ou représentées par des capsules isolées et ont pu être déterminées génériquement avec une certitude à peu près complète ; celles qui n'ont été observées que sous la forme de rameaux stériles ont pu néanmoins être reconnues, d'après leur mode de ramification, comme appartenant, les unes au

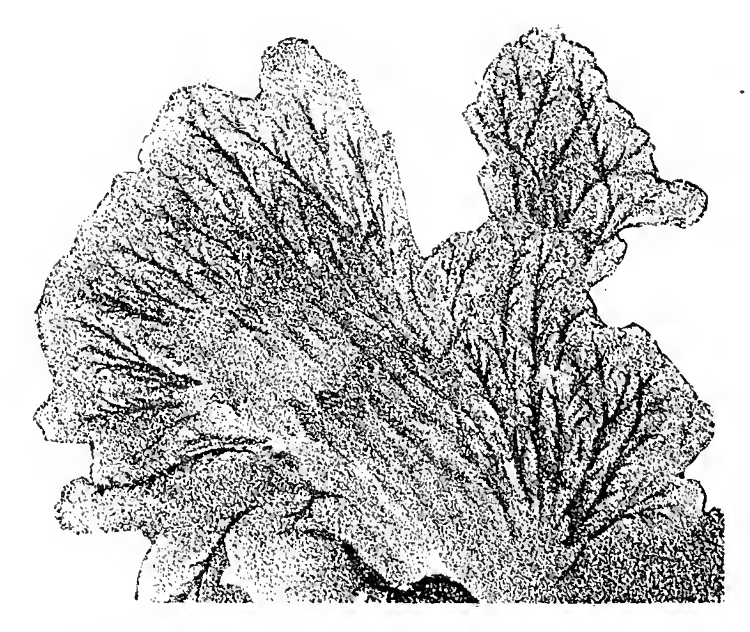


Fig. 14. — *Muscites polytrichaceus* Renault et Zeiller, du Stéphanien de Commentry ; grand. nat.

groupe des Acrocarpes, les autres au groupe des Pleurocarpes, et rapportées à divers genres vivants par une comparaison attentive des caractères des organes végétatifs. Ces Mousses tertiaires ne comprennent qu'un très petit nombre de Sphaignes ; la plupart sont de véritables Mousses, appartenant notamment aux genres *Thuidium*, *Leptodon*, *Fonti-*

(1) Knowlton *b*.

nalis, *Polytrichum*, *Bryum*, *Fissidens* et *Gymnostomum*. Quelques Mousses trouvées dans des dépôts quaternaires ont pu, en outre, être identifiées à des espèces vivantes.

Quant aux couches antérieures au Tertiaire, elles n'ont fourni que deux types de Mousses, à savoir d'une part les *Najadita* du Lias inférieur d'Angleterre, que M. Gardner regarde (1), et avec toute raison, semble-t-il, non comme des Monocotylédones, mais comme des Mousses aquatiques plus ou moins analogues à nos *Fontinalis*; et, d'autre part, le *Muscites polytrichaceus*, du Stéphanien supérieur de Commentry (fig. 14), qui nous a paru, à M. Renault et à moi (2), représenter une véritable Mousse, probablement acrocarpe, rappelant principalement les Polytrichacées, tant par son port que par les caractères de ses tiges, marquées de très fines cannelures longitudinales.

(1) Gardner *b*.
(2) Zeiller *i*.

CRYPTOGAMES VASCULAIRES

Si les Cryptogames cellulaires n'offrent au paléobotaniste que des types peu différents de ceux de la flore actuelle, et si l'insuffisance des renseignements que nous possédons sur quelques-uns de ces types fossiles paraît être le principal obstacle à la détermination de la place à leur donner dans les cadres de la classification établie pour les plantes vivantes, il n'en est plus de même pour les Cryptogames vasculaires. Ces dernières nous offrent en effet, du moins aux époques les plus anciennes dont on a pu étudier la flore, à côté de formes très voisines à tous égards de certaines formes vivantes, des combinaisons de caractères que nous ne retrouvons plus chez les représentants actuels des mêmes classes, ou même des dispositions, soit pour ce qui regarde l'appareil végétatif, soit pour ce qui regarde l'appareil fructificateur, qui ne ressemblent à rien de ce que nous connaissons et qui attestent l'existence de classes bien distinctes de celles qu'admet la botanique vivante. On est donc contraint non seulement d'élargir les cadres habituels de la systématique, mais d'en créer de nouveaux, et encore demeure-t-on embarrassé pour le classement de certains types imparfaitement connus, tant les caractères qu'ils présentent semblent discordants et difficiles à concilier si on les compare à ceux des plantes actuelles. Sans parler de l'hétérosporie de végétaux dont les homologues vivants sont exclusivement isosporés, je mentionnerai, comme l'un des

faits les plus saillants révélés par l'étude de la flore paléozoïque, la présence, chez bon nombre de Lycopodinées et d'Equisétinées de l'époque carbonifère, d'un bois secondaire à accroissement centrifuge, susceptible d'atteindre une épaisseur considérable et offrant dans sa constitution des caractères semblables à ceux que nous offre aujourd'hui le bois de nos Gymnospermes. Il ne faut sans doute voir là qu'un caractère d'adaptation, correspondant au développement arborescent des tiges dans lesquelles on le constate, ce caractère paraissant manquer chez les espèces contemporaines non arborescentes des mêmes genres, comme il manque aujourd'hui chez les représentants, exclusivement herbacés, de ces mêmes classes. Il ne semble donc pas qu'il faille attacher trop d'importance à ce caractère, de la présence ou de l'absence d'un bois secondaire, non plus qu'à celui de l'isosporie ou de l'hétérosporie, pour l'appréciation des affinités.

Comme je l'ai dit tout à l'heure, certains végétaux de la période paléozoïque ne rentrant dans aucune des quatre classes des Fougères, des Hydroptérides, des Equisétinées, des Lycopodinées, il a fallu les considérer comme constituant une classe à part, celle des *Sphénophyllées*, ainsi désignée d'après le nom générique des plantes qu'elle renferme. Pour quelques autres, la place demeure tant soit peu incertaine, à raison des affinités qu'ils paraissent offrir simultanément avec plusieurs de ces classes, entre lesquelles ils semblent servir de lien : peut-être devront-ils plus tard être également regardés comme les types de classes distinctes ; on peut néanmoins, dans l'état actuel de nos connaissances, les rapprocher provisoirement de l'une ou de l'autre des cinq classes qui viennent d'être énumérées, quitte à indiquer, à côté des caractères qui paraissent justifier un tel rapprochement, ceux qui militeraient en faveur d'une attribution différente. C'est sous cette réserve que, dans l'examen que je vais faire des principaux types fossiles de Cryptogames vas-

culaires, je limiterai aux cinq classes des Fougères, des Hydroptérides, des Sphénophyllées, des Equisétinées et des Lycopodinées, le nombre des subdivisions de cet embranchement.

FOUGÈRES

Les Fougères tiennent dans la flore fossile une place importante, surtout dans celle des formations paléozoïques, où elles entrent pour une proportion notable, formant souvent à elles seules près de la moitié du total des espèces, et parfois même davantage. Elles sont représentées quelquefois par des débris de tiges ou de rhizomes, le plus habituellement par des fragments de frondes, plus ou moins incomplets, et parmi lesquels les échantillons fertiles ne constituent guère qu'une exception. Pour ceux qui proviennent de dépôts d'âge relativement récent, une comparaison attentive avec les types vivants permet en général d'arriver à leur égard, malgré l'absence d'organes fructificateurs, à des rapprochements qui ne laissent guère prise au doute; mais, à mesure qu'on s'éloigne de l'époque actuelle, on rencontre des formes sur le classement desquelles il est de plus en plus permis d'hésiter, à ce point que pour certaines d'entre elles on peut même se demander si elles appartiennent réellement à la classe des Fougères et s'il ne faudrait pas les rattacher plutôt à celle des Cycadinées.

Il en est ainsi tout d'abord de certaines pennes ou frondes rubanées, rencontrées à différents niveaux, et qui, si elles ressemblent à diverses formes vivantes de Fougères, peuvent également être rapprochées des frondes du *Stangeria paradoxa*, lesquelles avaient elles-mêmes été prises originairement pour des frondes de Fougères et n'ont été reconnues pour des Cycadinées que lorsqu'on a pu observer les fructifications qui leur correspondaient. D'autres, appartenant à la flore de la période paléozoïque, sont représentées par des

frondes très profondément découpées, dont la forme et l'aspect général semblent bien dénoter des Fougères, mais qui correspondent, d'une façon à peu près indubitable, à des tiges dont l'organisation interne est de nature à les faire rapprocher des Cycadinées ; il semble ainsi y avoir discordance entre les caractères morphologiques et les caractères anatomiques, et en l'absence de données certaines sur leur appareil fructificateur, il est impossible de se prononcer d'une façon définitive sur l'attribution de ces plantes, que M. Potonié a proposé récemment (1) de grouper sous le nom de *Cycadofilicinées* (*Cycadofilices*), tout en les laissant, jusqu'à nouvel ordre, parmi les Fougères, auxquelles il y a, du reste, des raisons de croire qu'elles appartiennent en réalité. Enfin on peut même hésiter sur le classement de certaines frondes fertiles, qui diffèrent par la constitution de leurs sporanges de tous les types vivants de Fougères, sans s'en éloigner cependant assez pour qu'il soit réellement nécessaire de les ranger dans une classe à part.

On voit que l'attribution aux Fougères des types fossiles qu'on a l'habitude de leur rapporter et dont je vais passer en revue les principaux, ne laisse pas de donner lieu à de sérieuses réserves, et que pour certains d'entre eux la découverte d'échantillons plus complets et suffisamment bien conservés permettra seule de se faire une opinion définitive sur leurs véritables affinités. Pour le moment, et jusqu'à plus ample informé, on demeure fondé à considérer comme Fougères toutes les frondes ou débris de frondes plus ou moins profondément divisées que la comparaison avec les formes vivantes permet de regarder comme plus semblables aux plantes de cette classe qu'à celles de n'importe quel autre groupe et comme ne présentant pas, par rapport à elles, de différences sensiblement plus accentuées que ces

(1) Potonié *e*.

formes vivantes n'en présentent elles-mêmes les unes par rapport aux autres.

FRONDES

Il a fallu, en l'absence d'organes fructificateurs, qui est le cas le plus fréquent, recourir, pour les frondes filicoïdes qu'on rencontre à l'état fossile, à une classification fondée sur leur mode de découpure, la forme de leurs pinnules et la disposition de leurs nervures; Brongniart en avait posé, dès 1822, les premières bases en subdivisant le genre *Filicites*, établi par Schlotheim pour toutes les Fougères fossiles, en un certain nombre de sous-genres, tels que *Sphenopteris*, *Pecopteris*, *Nevropteris*, etc., qu'il a élevés ensuite au rang de genres et qui sont devenus ultérieurement les types de groupes plus ou moins complexes, par suite de l'admission de coupes génériques nouvelles. Ces groupes, sur l'examen desquels je reviendrai avec plus de détails, sont les suivants :

Sphénoptéridées, comprenant les frondes très profondément et finement découpées, à pinnules généralement



Fig. 15. — Sphénoptéridée. Fragment de fronde, grand. nat. (d'après Stur).

assez petites, rétrécies à leur base, d'ordinaire plus ou moins lobées, munies d'une nervure principale plus ou moins ramifiée (fig. 15);

Pécoptéridées, comprenant les frondes à pinnules non rétrécies à leur base, attachées au rachis par toute leur largeur, à bords parallèles ou faiblement convergents, le plus souvent entiers, munies d'une nervure médiane bien accusée

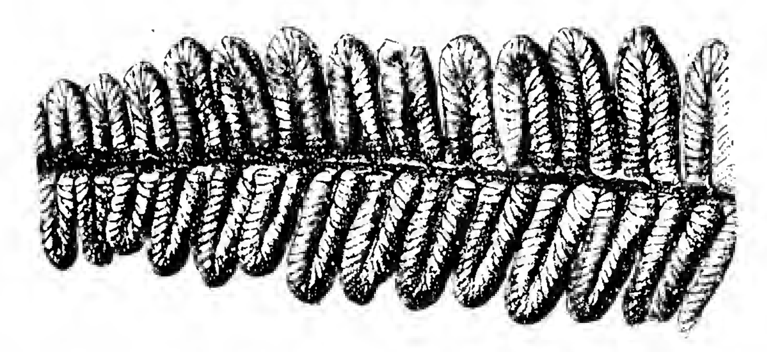


Fig. 16. — Pécoptéridée. Fragment de penne, grand. nat. (d'après Stur).

émettant à droite et à gauche, sous des angles assez ouverts, des nervures secondaires disposées suivant le mode penné (fig. 16) ;

Odontoptéridées, comprenant les frondes à pinnules attachées par toute leur largeur comme celles des Pécoptéridées, mais sans nervure médiane distincte, toutes les nervures partant du rachis parallèlement les unes aux autres et se ramifiant par dichotomies répétées (fig. 17) ;

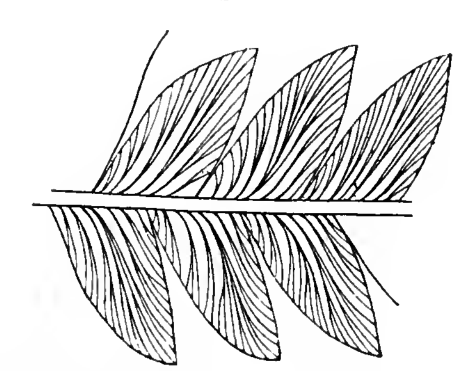


Fig. 17. — Odontoptéridée. Fragment de penne d'*Odontopteris Brardi* Brongniart, grand. nat.

Névroptéridées, comprenant les frondes à pinnules généralement assez grandes, attachées par un seul point ou par une portion très réduite de leur base, à contour habituellement entier ou faiblement échancré, à nervures nombreuses rayonnant du point d'attache, ou se détachant latéralement

de la nervure médiane, s'il y en a une, et se divisant, sous des angles aigus, par une série de dichotomies successives (fig. 18);

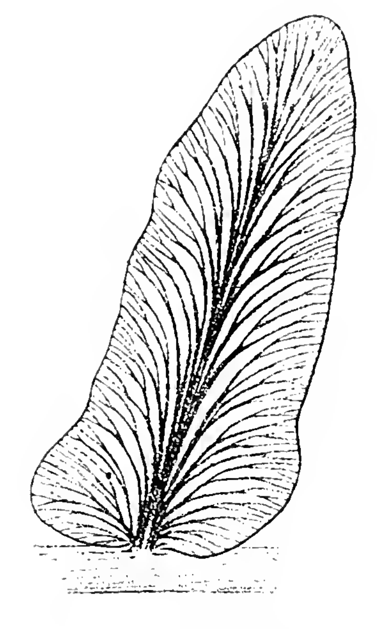


Fig. 18. — Névroptéridée. Pinnule isolée de *Nevropteris heterophylla* Brongniart, grossie 2 fois et demie.

Ténioptéridées, comprenant les frondes à limbe ou à segments rubanés, à bords parallèles, beaucoup plus longs que larges, munis d'une nervure médiane nette émettant des nervures secondaires plus ou moins étalées, simples ou ramifiées par dichotomie (fig. 19) ;

et ***Dictyoptéridées***, comprenant l'ensemble des Fougères fossiles à nervation aréolée plus ou moins complexe (fig. 20), les groupes précédents étant en principe réservés pour les formes à nervures libres.

Ces divers groupes, avec les coupes génériques dans lesquelles ils se subdivisent, permettent de classer toutes les frondes ou pennes qu'on peut rencontrer, sans rien

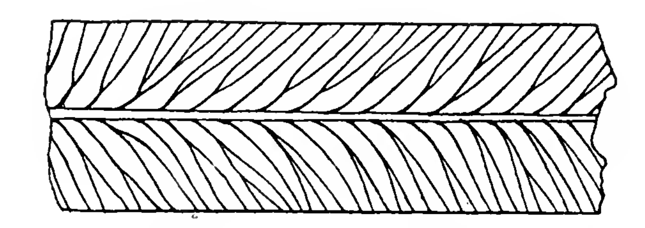


Fig. 19. — Ténioptéridée. Fragment de penne, légèrement réduit.

préjuger de leurs rapports avec les familles vivantes fondées sur les caractères des sporanges ; mais les recherches doivent tendre, pour chaque espèce, à la détermination de ses rapports avec les types actuels, par la découverte d'échantillons fructifiés assez bien conservés pour qu'on puisse y reconnaître la constitution des sporanges. De grands progrès ont été réalisés à cet égard dans les vingt-cinq dernières années,

et l'on a pu établir, parallèlement à la classification artificielle fondée sur les frondes stériles, un commencement de classification naturelle d'après les frondes fertiles (1) comprenant déjà, en dehors des représentants fossiles de genres vivants, un nombre important de types génériques particuliers, dont les uns rentrent sans difficulté dans les familles actuelles, tandis que les autres n'offrent avec elles que des affinités incertaines ou s'en écartent même notablement.

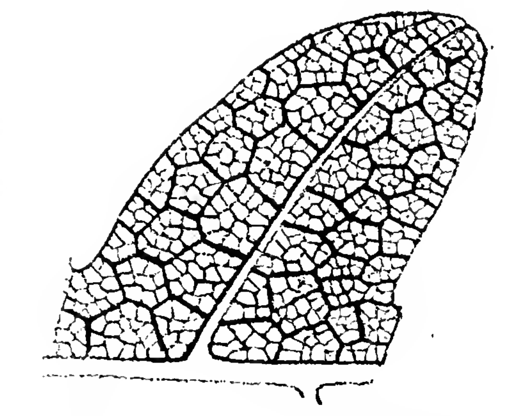


Fig. 20. — Dictyoptéridée. Fragment de penne, grossi (d'après Schenk).

Je vais passer en revue les principaux genres ainsi reconnus, en me bornant à une simple mention pour ceux qui vivent encore aujourd'hui et sur les caractères desquels il serait inutile d'insister ; j'examinerai ensuite les genres établis sur des frondes stériles.

GENRES ÉTABLIS SUR DES FRONDES FERTILES

Les deux grands groupes entre lesquels se répartissent nos Fougères actuelles, les *Eusporangiées* et les *Leptosporangiées*, se distinguent aisément par la constitution de leurs sporanges, celles-ci ayant des sporanges à paroi mince formée d'une seule assise de cellules et munie d'une plaque ou d'une bande de cellules plus grandes, à parois épaissies, constituant un anneau élastique bien délimité et nettement différencié, tandis que chez les Eusporangiées la paroi des sporanges comprend plusieurs assises de cellules, et qu'il n'y a pas d'anneau, ou du moins d'anneau comparable à celui des Leptosporangiées, car chez les *Angiopteris* il existe une bande de cellules quelque peu différenciées, qui s'étend à partir du sommet sur les deux côtés du sporange et cons-

---

(1) Zeiller *d*, *h*, *k* ; Stur *c*, *d* ; Kidston *e*.

titue une sorte d'anneau rudimentaire, qui paraît devoir jouer un rôle dans la déhiscence.

Chez les Fougères fossiles, et en particulier chez les Fougères paléozoïques dont on a pu, sur des échantillons silicifiés, étudier la constitution des sporanges, on a reconnu également, d'une part, des sporanges à paroi mince, à anneau bien accusé, qui présentent tous les caractères des Leptosporangiées et ne diffèrent pas sensiblement des types que nous connaissons aujourd'hui, d'autre part, des sporanges à paroi épaisse, dépourvus d'anneau et ressemblant absolument à ceux que nous offrent aujourd'hui les Marattiacées; mais on a constaté aussi la présence, sur des sporanges à paroi formée de plusieurs assises de cellules et se rattachant par là aux Eusporangiées, de plaquettes ou de bandes parfois bien délimitées formées de cellules nettement différenciées, à parois épaissies, tout à fait comparables d'aspect à l'anneau des Leptosporangiées. La présence d'un tel anneau ne constitue donc pas, à elle seule, pour les Fougères fossiles, pour celles tout au moins qui remontent à la période paléozoïque, un caractère absolument sûr en faveur de l'attribution aux Leptosporangiées, et lorsqu'on a affaire à des échantillons conservés en empreintes, dont on ne peut étudier anatomiquement la structure, il est prudent de faire quelques réserves quant au classement définitif.

Sporanges sans anneau. — Eusporangiées.

Les Eusporangiées, auxquelles on est en droit de rapporter toutes les Fougères à sporanges sans anneau, comprennent aujourd'hui les deux familles des Ophioglossées et des Marattiacées.

Les Ophioglossées ne comptent à l'état fossile qu'un représentant incontestable, à savoir un *Ophioglossum* trouvé

dans l'Eocène d'Italie et appartenant au groupe de l'*Oph. vulgatum* (1). Stur leur a toutefois rapporté certaines Fougères du Culm, du genre *Rhacopteris*, sur lesquelles il a observé des sporanges globuleux, rappelant ceux des *Botrychium*, et formant une panicule terminale dont l'axe porte des pinnules (voy. fig. 78 ci-après) qui ne laissent pas d'avoir elles-mêmes quelque analogie avec celles des *Botrychium* (2); elles différeraient en tout cas des Ophioglossées actuelles en ce que les fructifications, au lieu d'être localisées sur un lobe ventral, occupent la partie supérieure de la fronde ; en l'absence de détails suffisants sur la constitution de ces sporanges, l'attribution ne peut être admise que sous réserves.

Il en est de même pour un fragment d'épi charbonneux observé par M. Renault dans le Permien des environs d'Autun (3), offrant une série de logettes superposées renfermant des spores et s'ouvrant chacune par une fente transversale ; l'auteur l'a désigné sous le nom d'*Ophioglossites antiquus*, à raison de ses analogies avec un épi d'*Ophioglossum*, mais non sans faire lui-même des réserves sur l'attribution définitive, à raison notamment de la largeur considérable de cet épi, qui devait dépasser 2 centimètres.

Enfin on peut signaler la ressemblance que présentent, comme forme et comme nervation, avec l'*Ophioglossum palmatum* certaines frondes palmatifides du Trias supérieur du Wurtemberg, désignées par Kurr sous le nom générique de *Chiropteris*, mais connues seulement à l'état stérile.

Contrairement à ce qui a lieu pour les Ophioglossées, les Marattiacées sont largement représentées à l'état fossile, particulièrement dans la flore paléozoïque, où elles comptent

---

(1) Schimper *a*.

(2) Stur *a*, *c*.

(3) Renault *r*.

un nombre de formes génériques très supérieur à celui de la flore actuelle, dans laquelle elles ne possèdent que les quatre genres *Angiopteris*, *Marattia*, *Danæa* et *Kaulfussia*. De ces quatre genres, deux ont été observés dès la base du Jurassique, le genre *Marattia* dans le Rhétien d'Europe et d'Asie, avec le *Mar. Münsteri* Gœppert (1), le genre *Danæa* dans le Lias moyen ou supérieur de Pologne (2), représentés l'un et l'autre par des échantillons fructifiés assez bien conservés pour que la détermination n'en soit pas douteuse; on retrouve ensuite des traces de l'un et de l'autre jusque dans le Tertiaire. Peut-être faut-il également rapporter aux *Danæa* le genre *Danæopsis* Heer, du Trias supérieur (3), qui s'en rapproche singulièrement par ses sporanges rangés en files le long des nervures, enfoncés, à ce qu'il semble, dans le tissu de la feuille et s'ouvrant par un pore apical circulaire ou peut-être elliptique. On n'a pas, jusqu'ici du moins, reconnu le genre *Kaulfussia* à l'état fossile, et si l'on a rapproché des *Angiopteris* divers fragments de pennes, leur attribution positive à ce genre n'est cependant rien moins que certaine.

Quant aux types génériques éteints qui doivent être rapportés aux Marattiacées, les uns présentent, comme les *Angiopteris*, des sporanges libres, les autres des sporanges soudés, au moins en partie, les uns aux autres dans chaque sore et constituant ainsi des *synangium* plus ou moins complexes, analogues à ceux des *Kaulfussia*, des *Marattia* ou des *Danæa*. Je ne mentionnerai que les plus intéressants d'entre eux.

Dactylotheca Zeiller. — Sporanges ovoïdes, indépendants, couchés le long des nervures, offrant une bande longitudi-

---

(1) Zeiller *g*; Raciborski *b*.

(2) Raciborski *d*.

(3) Schenk *e*.

nale de cellules plus étroites suivant laquelle devait s'opérer la déhiscence (fig. 21).

Ce type de fructification s'observe chez certains *Pecopteris*, depuis le Culm jusqu'à la base du Permien.



Fig. 21. — *Dactylotheca plumosa* Artis (sp.), du Houiller. A, segment fertile, grossi 6 fois; B, sporange, grossi 35 fois.

Renaultia Zeiller. — Sporanges ovoïdes ou piriformes, indépendants, réunis en petit nombre à l'extrémité des nervures (fig. 22).

A ce genre appartiennent un assez grand nombre de

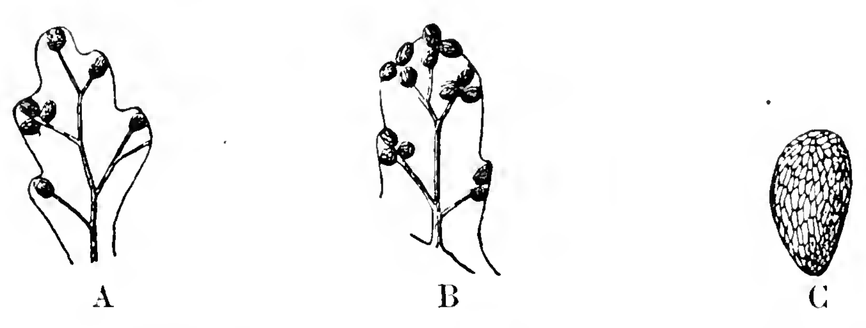


Fig. 22. — A, B, *Renaultia microcarpa* Lesquereux (sp.), du Westphalien. Pinnules fertiles, grossies (d'après Kidston). — C, *Renaultia chærophylloides* Brongniart (sp.), du Westphalien supérieur. Sporange, grossi 35 fois.

Sphenopteris du terrain houiller, principalement du Westphalien.

Sphyropteris Stur. — Sporanges indépendants, fixés sur une expansion terminale du limbe de la pinnule affectant la forme d'une bande étroite perpendiculaire à la nervure médiane (fig. 23).

Ce genre, imparfaitement étudié, comprend divers *Sphenopteris* de la flore westphalienne.

Discopteris Stur. — Sporanges indépendants, mais réunis en grand nombre sur un réceptacle saillant, formé par un relèvement de la nervure, constituant ainsi, soit au voisinage de la nervure médiane, soit à l'extrémité des lobes, des sores presque globuleux (fig. 24), comme ceux qu'on

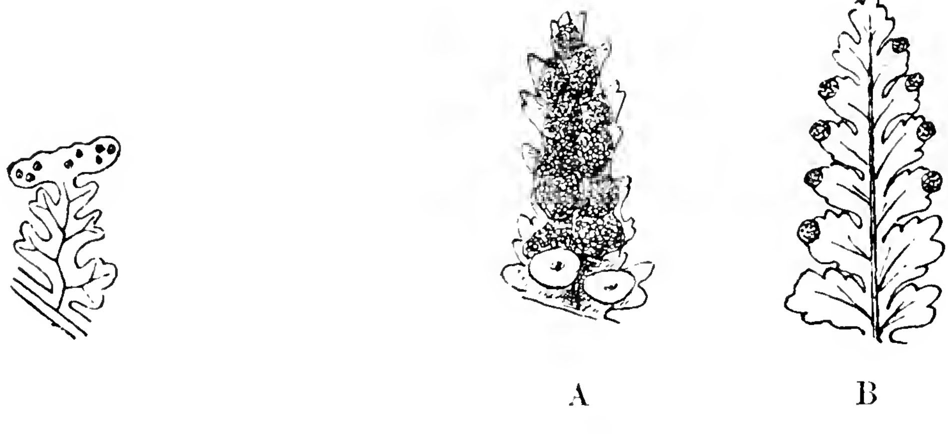


Fig. 23. — *Sphyropteris Crepini* Stur, du Westphalien. Pinnule fertile, grossie 2 fois (d'après Stur).

Fig. 24. — A, *Discopteris karwinensis* Stur, du Westphalien. — B, *Disc. Schumanni* Stur, du Westphalien. Segments fertiles, grossis 2 fois (d'après Stur).

observe actuellement chez les Cyathéacées, dans le genre *Alsophila*. Le genre *Discopteris* s'éloigne par là des Marattiacées actuelles, où les sporanges affectent une disposition « radiée unisériée » (1), occupant tous le même niveau dans

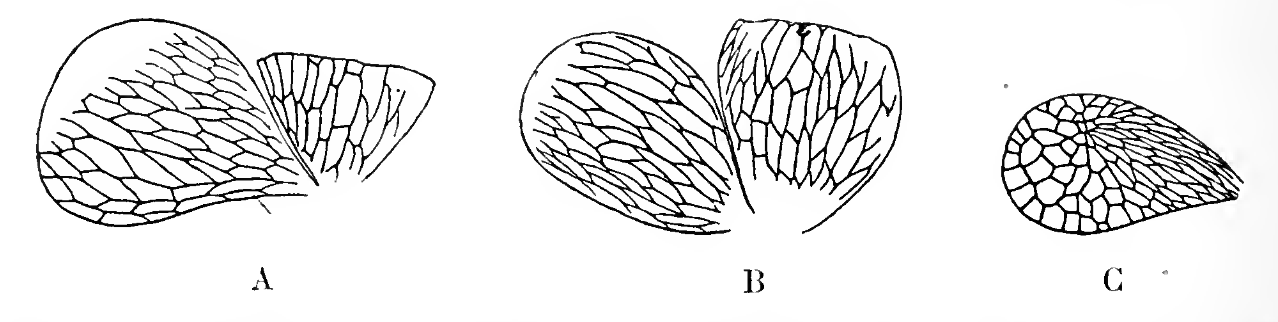


Fig. 25. — *Discopteris Rallii* Zeiller, du Westphalien. Sporanges vus, les uns en dessous (A, B), l'autre en dessus (C), grossis 40 fois.

chaque sore. Bien qu'il n'y ait pas, à proprement parler, d'anneau, les cellules qui constituent la paroi externe des sporanges offrent, d'un point à l'autre, une différenciation visible (2), leurs dimensions et l'épaisseur de leurs parois

(1) Bower a_2.
(2) Zeiller *t*.

latérales allant en diminuant de la face dorsale à la face ventrale, où la ligne de déhiscence est marquée par une file de cellules très étroites, à parois plus minces (fig. 25).

Au genre *Discopteris* appartiennent divers *Sphenopteris* de l'époque houillère.

Asterotheca Presl. — Sporanges ovoïdes, disposés par trois à six, le plus souvent par quatre, autour d'un réceptacle commun faiblement saillant, soudés entre eux et à ce réceptacle sur une partie de leur hauteur, s'ouvrant par une

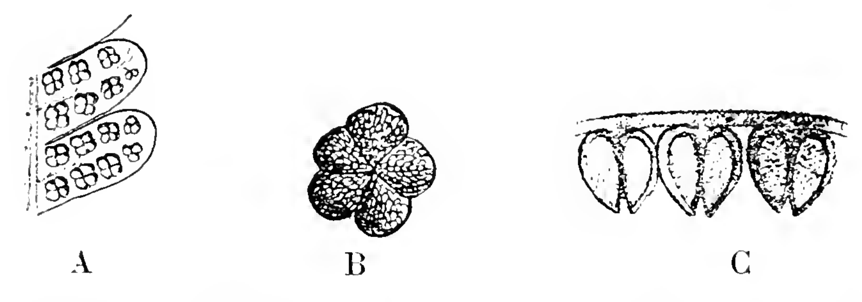


Fig. 26. — A, *Asterotheca Miltoni* Artis (sp.), du Westphalien. Pinnules fertiles grossies 2 fois. — B, synangium d'*Asterotheca*, grossi environ 6 fois. — C, coupe longitudinale d'une pinnule d'*Asterotheca*, passant par trois synangium, grossie (d'après Grand'Eury).

fente ventrale (fig. 26). Sores bisériés, plus rarement plurisériés, rangés de part et d'autre de la nervure médiane, parallèlement à elle.

Ce type de fructification se rencontre sur un très grand nombre de *Pecopteris* houillers, et a persisté jusque vers la fin de l'époque triasique.

Chez les *Asterotheca* typiques, les sporanges n'offrent pas à leur surface de différenciation sensible; mais sur quelques Fougères à synangium constitués exactement de même, les sporanges présentent sur leur face dorsale des cellules plus grandes, à parois épaissies, formant une plaquette ou une bande bien accusée, plus ou moins nettement délimitée; tel est le cas notamment du genre *Sturiella* Weiss (1); mais ces types particuliers sont trop imparfaite-

(1) Renault *g*; Zeiller *h*, *k*.

ment connus pour qu'on puisse se prononcer sur leurs affinités, bien qu'il semble assez naturel de les rapprocher des *Asterotheca*.

Scolecopteris Zenker. — Synangium constitués comme ceux des *Asterotheca*, mais pédicellés, et formés de sporanges longuement effilés en pointe (fig. 27).



Fig. 27. — A, *Scolecopteris elegans* Zenker, du Permien inférieur. Coupe transversale d'une pinnule fertile, grossie (d'après Zenker). — B, *Scolecopteris polymorpha* Brongniart (sp.), du Stéphanien. Coupe longitudinale d'une pinnule fertile, grossie (d'après Grand'Eury).

Ce genre, qui est aux *Asterotheca* à peu près ce que le genre ou sous-genre *Eupodium* de la flore actuelle est aux *Marattia*, comprend un certain nombre de *Pecopteris* du Houiller supérieur et du Permien.

Ptychocarpus Weiss. — Sporanges disposés au nombre de cinq à huit autour d'un réceptacle commun très saillant,

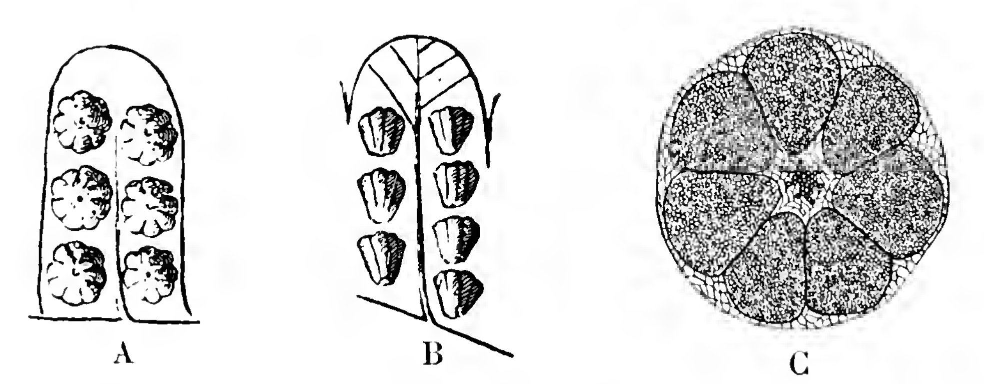


Fig. 28. — *Ptychocarpus unitus* Brongniart (sp.), du Stéphanien et du Permien. A, B, pinnules fertiles, grossies (d'après Grand'Eury). C, coupe transversale d'un synangium, grossie environ 30 fois (d'après Renault).

soudés à ce réceptacle et les uns aux autres sur toute leur hauteur, s'ouvrant sans doute par un pore apical. Sores disposés comme ceux des *Asterotheca* (fig. 28). Ces synan-

giumont, par la soudure latérale complète des sporanges qui les constituent, une ressemblance marquée avec ceux du genre vivant *Kaulfussia*.

Ce type de fructification s'observe chez certains *Pecopteris* dela flore houillère supérieure et permienne.

Danæites Gœppert. — Sporanges disposés, au nombre de huit à seize, de part et d'autre des nervures, plus ou moins



Fig. 29. — *Danæites saræpontanus* Stur, du Westphalien. A, pinnule fertile grand. nat. ; B, coupe de deux sores contigus, grossie ; C, sore composé de 16 sporanges, grossi (d'après Stur).

plongés dans le parenchyme, et s'ouvrant par un pore apical (fig. 29).

Cette disposition, très analogue, bien que non complètement identique à celle des *Danæa* vivants, a été reconnue sur quelques *Pecopteris* houillers.

Dans les divers genres qui viennent d'être énumérés, les pinnules fertiles sont, comme chez les Marattiacées actuelles, semblables aux pinnules stériles ; mais on a rencontré quelques fragments de frondes fertiles à limbe très réduit ou même totalement privées de limbe, dont les sporanges, dépourvus d'anneau, présentent tous les caractères des Marattiacées : je mentionnerai notamment les types génériques suivants, qui sont les principaux et les plus fréquents.

Urnatopteris Kidston. — Sporanges ovoïdes, disposés en deux files contiguës de part et d'autre des ramifications du

rachis, s'ouvrant par un pore apical (fig. 30). Ce dernier caractère rappelle les *Danæa*, mais les sporanges sont indépendants.

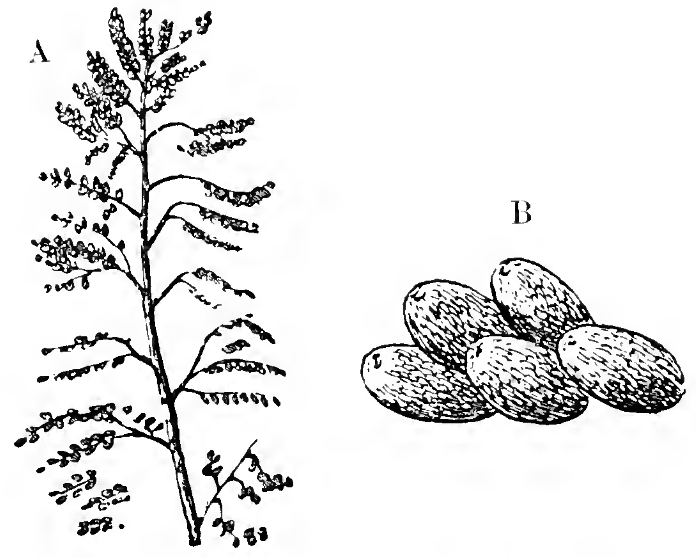


Fig. 30. — *Urnatopteris tenella* Brongniart (sp.), du Westphalien. A, fragment de fronde fertile, grand. nat.; B, sporanges, grossis (d'après Kidston).

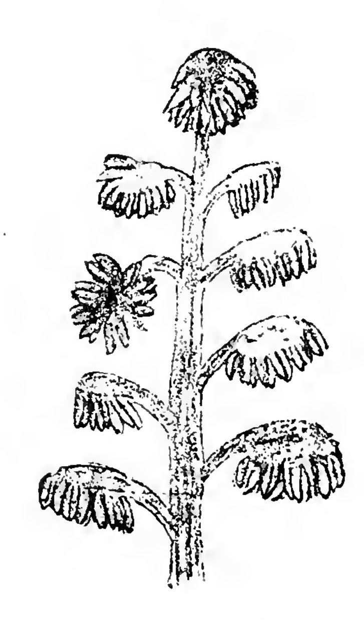


Fig. 31. — *Crossotheca Crepini* Zeiller, du Westphalien. Portion de penne fertile, grossie 2 fois et demie.

Ce type de fructification a été observé sur un *Sphenopteris* de la flore westphalienne.

Crossotheca Zeiller. — Sporanges ovoïdes allongés, pendant à la face inférieure de folioles à limbe extrêmement réduit, peut-être partiellement soudés entre eux à leur base (fig. 31).

A ce type appartiennent divers *Sphenopteris* de la flore houillère et sans doute aussi certains *Pecopteris* de la flore permienne, le *Pecopteris exigua* Renault (1) et le *Pec. pinnatifida* Gutbier (2) paraissant appartenir à ce genre.

Calymmatotheca Stur. — Sporanges fusiformes, réunis par cinq à six, et quelquefois davantage, au sommet d'un

(1) Renault *g*.

(2) Zeiller *l*; Potonié *c*.

pédicelle commun plus ou moins soudés entre eux à leur base (fig. 32).

Des pennes, entièrement dépourvues de limbe, garnies de fructifications ainsi constituées, ont été trouvées à divers niveaux du terrain houiller, depuis le Culm jusqu'au Stéphanien ; quelques échantillons, encore en rapport avec des portions stériles de frondes, ont pu être reconnus pour appartenir à des Sphénoptéridées.



Fig. 32. — *Calymmatotheca Stangeri* Stur, du Culm. Fragments de pennes fertiles, grand. nat. (d'après Stur).

M. Kidston rapproche (1) ces groupes de sporanges des synangium des *Kaulfussia ;* d'autre part, les transitions qui paraissent exister, sur certaines pennes, entre les portions stériles et les portions fertiles (2), donnent à penser que les sporanges des *Calymmatotheca* pourraient bien provenir d'une transformation intégrale du limbe, plutôt que d'une production épidermique, ce qui tendrait à les rapprocher des Ophioglossées. Peut-être a-t-on affaire là à un type intermédiaire, à certains égards, entre les deux familles dont se compose aujourd'hui le groupe des Eusporangiées.

Sporanges annelés.

Ce que j'ai dit tout à l'heure de la différenciation des cellules superficielles des sporanges des *Discopteris* et de certains types plus ou moins voisins des *Asterotheca* semble indiquer qu'il y a pu y avoir passage graduel entre les Fougères à sporanges sans anneau et les Fougères à sporanges

(1) Kidston *c, e.*
(2) Zeiller *t.*

munis d'une plaque ou d'un anneau élastique véritable. Néanmoins, dans les couches les plus anciennes où l'on a rencontré des végétaux à structure conservée, dans le Culm, on observe déjà des sporanges à calotte latérale nettement délimitée, tout à fait semblables à ceux des Osmondées (1), et dont la paroi paraît formée d'une seule assise de cellules ; tels sont ceux, notamment, que M. Renault a désignés sous le nom de *Todeopsis* (2). J'en ai signalé éga-

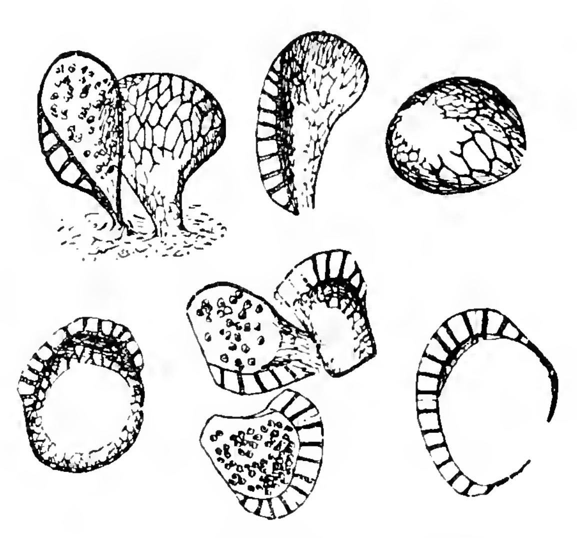


Fig. 33. — Sporanges des quartz permiens d'Autun, constitués comme ceux des Osmondées, coupés suivant différentes directions, grossis 35 fois.

lement (fig. 33) dans le Permien de l'Autunois ; mais on n'a trouvé ces sporanges qu'isolés, et on ignore à quelles frondes stériles ils correspondaient.

Il existait en tout cas de véritables Osmondées dès la base du terrain jurassique : j'ai pu reconnaître en effet pour des *Todea* certaines Fougères rhétiennes désignées comme *Asplenites* ou *Acrostichites*, et peut-être faut-il rapporter également à ce genre quelques espèces de la flore triasique ; le genre *Todea* paraît, du reste, avoir été assez richement représenté à l'époque jurassique (3). Quant au genre *Osmunda*, il remonte au Lias moyen ou supérieur (4),

(1) Solms-Laubach c_1.

(2) Renault *r*.

(3) Renault *g* ; Saporta *c* ; Raciborski *a*, *d*.

(4) Raciborski *a*, *d*.

et se suit à partir de là à travers les couches secondaires et tertiaires jusqu'aux formations les plus récentes.

Il semble qu'on doive rapprocher des Osmondées, du moins d'après la constitution extérieure de ses sporanges, le genre *Kidstonia* Zeiller, établi sur un *Sphenopteris* fructifié des dépôts westphaliens d'Asie Mineure (1) : les

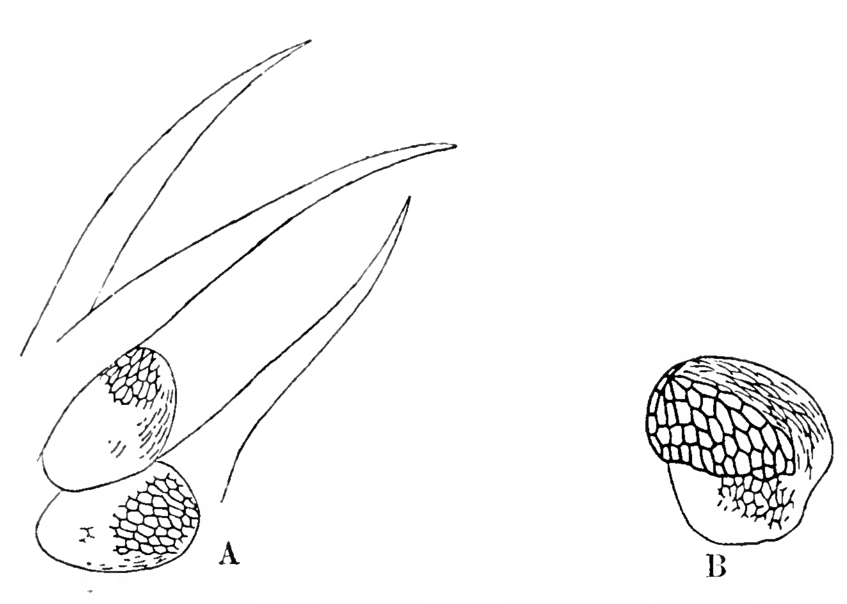


Fig. 34. — *Kidstonia heracleensis* Zeiller, du Westphalien. A, portion d'une pinnule fertile, vue en dessous, grossie 30 fois ; B, sporange vu de côté, grossi 40 fois.

segments fertiles des pinnules, réduits à d'étroites lanières, portent chacun à leur base un sporange unique, muni d'une plaque dorsale nettement différenciée et délimitée, qui paraît occuper près des trois quarts de l'hémisphère supérieur (fig. 34) ; la déhiscence s'effectuait vraisemblablement, comme chez les Osmondées, suivant l'axe d'un fuseau formé de cellules étroites et à parois plus minces. Mais ces sporanges n'ayant été observés qu'en empreintes, on ignore si leur paroi était bien constituée par une seule assise de cellules.

Il en est de même en ce qui regarde les sporanges du genre *Senftenbergia* Corda, établi sur une Pécoptéridée houillère, chez lesquels (2) l'hémisphère supérieur tout

(1) Zeiller *t.*

(2) Corda *a* ; Zeiller *d.*

entier est occupé par une calotte conique de cellules différenciées, à l'exception d'un fuseau très étroit de cellules allongées à parois minces, suivant lequel avait lieu la déhiscence (fig. 35). Ainsi constitués, ces sporanges, uniques dans chaque sore, ressemblent singulièrement à ceux des Schizéacées, à cette différence près, que leur calotte se compose de plusieurs rangées de cellules étagées ; mais les

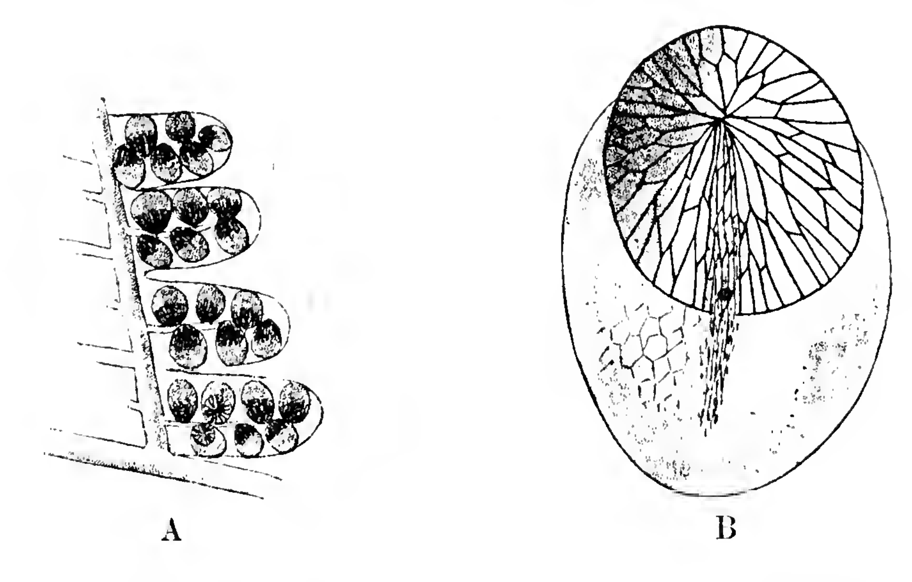


Fig. 35. — *Senftenbergia elegans* Corda, du Westphalien de la Bohème. A, fragment de penne fertile, grossi 4 fois et demie ; B, sporange ; grossi 38 fois.

sporanges des *Lygodium* présentant parfois, comme je l'ai montré (1), deux étages de cellules sur certains points de leur calotte, cette différence ne semble pas faire obstacle à ce qu'on rapporte, à l'exemple de Corda, les *Senftenbergia* aux Schizéacées, sauf la réserve relative à la constitution de la paroi de ces sporanges. Le genre *Kidstonia*, qui a lui-même avec le genre *Senftenbergia* certaines analogies, sa plaque élastique si développée pouvant presque être regardée comme une calotte apicale incomplète, pourrait être considéré comme établissant, par l'intermédiaire de ce dernier, un trait d'union entre les Osmondées et les Schizéacées.

La famille des Schizéacées est, d'ailleurs, nettement repré-

---

(1) Zeiller *t*.

sentée dans le Lias moyen ou supérieur par un genre particulier, le genre *Klukia* Raciborski (1), dont les sporanges, disposés sur des pinnules pécoptéroïdes exactement comme ceux des *Senftenbergia*, sont munis d'une calotte apicale à une seule rangée de cellules (fig. 36).

Quant aux genres actuels, deux seulement ont été observés à l'état fossile : le genre *Lygodium* et le genre *Aneimia*, dans le Crétacé et principalement dans le Tertiaire.

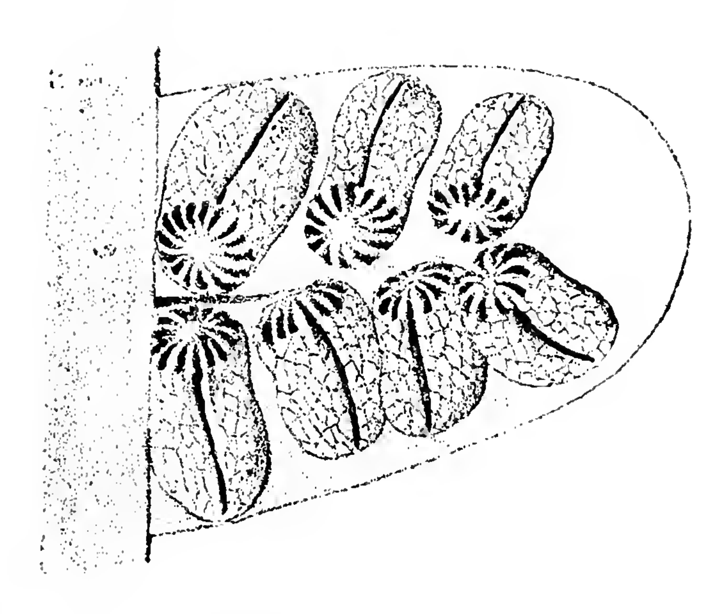


Fig. 36. — *Klukia exilis* Phillips (sp.), du Lias de Cracovie. Pinnule fertile, grossie 20 fois (d'après Raciborski).

Peut-être faut-il rapprocher des *Aneimia* le genre *Ruffordia* Seward, du Wealdien d'Angleterre (2), dont les frondes fertiles présentent, comme celles des *Aneimia*, des fructifications cantonnées sur la paire de pennes inférieure ; mais la constitution des sporanges n'ayant pu être reconnue, l'attribution de ce genre aux Schizéacées demeure incertaine.

Hyménophyllées. — Il ne paraît pas douteux qu'il faille rapporter aux Hyménophyllées certaines Sphénoptéridées du terrain houiller, qui présentent, au moins extérieurement, les caractères de cette famille (3), c'est-à-dire des sporanges

(1) Raciborski *a*, *d*.
(2) Seward *c*.
(3) Zeiller *d*, *h*.

munis d'un anneau transversal complet, réunis à l'extrémité des lobes des pinnules, et vraisemblablement attachés sur le prolongement des nervures (fig. 37) ; ce type de fructification est désigné sous le nom générique d'*Hymenophyllites*, proposé par Gœppert. M. Renault a reconnu, d'ailleurs, sur des sporanges détachés paraissant appartenir à ce genre, que la paroi de ces sporanges était formée d'une seule assise de cellules (1).

Peut-être le genre *Acrocarpus* Schenk, du Houiller et du

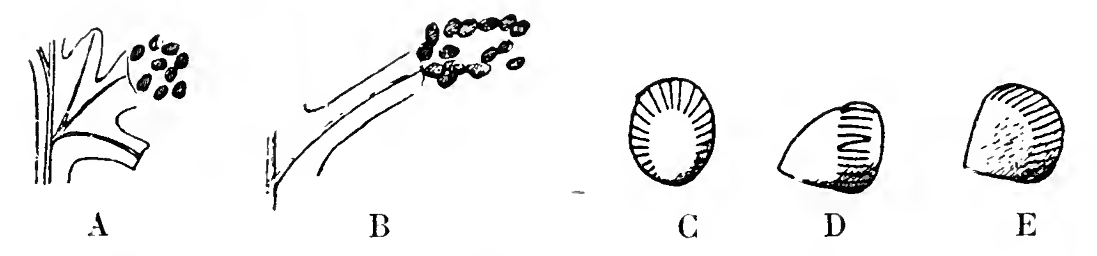


Fig. 37. — *Hymenophyllites quadridactylites* Gutbier (sp.), du Westphalien. A, B, segments fertiles, grossis 9 fois ; C, D, E, sporanges, grossis 35 fois.

Trias, établi sur des Fougères à pinnules très découpées, portant à l'extrémité de chaque lobe un sore ovale ou globuleux qui semble recouvert par une indusie bivalve ou cupuliforme (2), et dont on n'a pu observer les sporanges, appartient-il également aux Hyménophyllées, avec lesquelles il a extérieurement une ressemblance des plus marquées.

On a rapporté en outre aux Hyménophyllées un certain nombre de Fougères des périodes secondaire et tertiaire, qui paraissent alliées de très près, soit avec certains *Hymenophyllum*, soit avec certains *Trichomanes* de la flore actuelle, mais dont on n'a pu étudier les organes fructificateurs.

Gleichéniées. — J'ai fait connaître, du terrain permien d'Autun (3), des sporanges munis d'un anneau tranversal

(1) Renault *r*.
(2) Potonié *e*.
(3) Zeiller *k*.

complet, qui, par leur forme et par leur réunion en sores peu fournis, m'ont paru positivement assimilables à ceux des Gleichéniées (fig. 38).

Je crois également qu'il faut ranger dans cette famille le genre *Oligocarpia* Gœppert, du terrain houiller, caractérisé par des sores formés d'un petit nombre de sporanges munis (1), à ce qu'il semble, d'un anneau transversal complet, disposé un peu obliquement (fig. 39); ces sores, bien semblables à ceux de certains *Mertensia*, s'observent sur des Sphénoptéridées et sur des Pécoptéridées à frondes régulièrement pennées et ne présentant pas la division par dichotomie caractéristique de la plupart des Gleichéniées actuelles. La présence d'un véritable anneau sur ces sporanges a été, il est vrai, contestée par Stur, qui rapporte

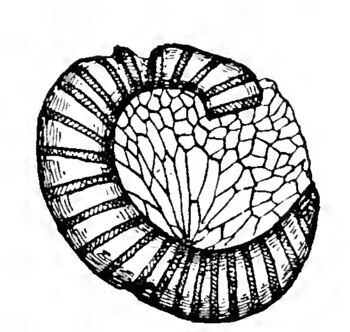
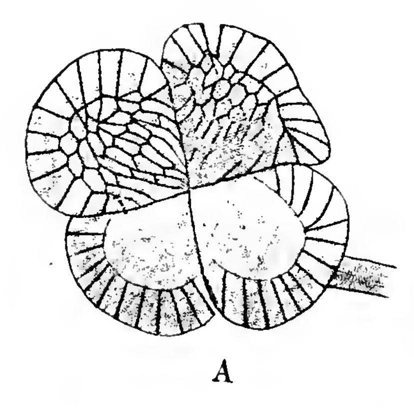


Fig. 38. — Sporange des quartz permiens d'Autun, constitué comme ceux des Gleichéniées, grossi 35 fois.



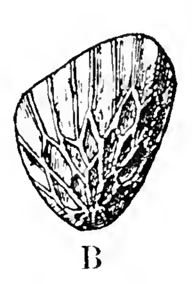


Fig. 39. — A, *Oligocarpia Gutbieri* Gœppert, du Houiller de la Saxe ; sore grossi 38 fois. — B, *Olig. lindsæoides* Ettingshausen (sp.), du Houiller de la Bohême ; sporange vu de côté, grossi 55 fois (d'après Stur).

les *Oligocarpia* aux Marattiacées ; mais il a lui-même reconnu des *Oligocarpia* dans certaines Pécoptéridées du Trias (2), dont l'affinité avec les Gleichéniées est si accentuée que M. Fontaine les a classées (3) sous le nom générique de *Mertensides*.

(1) Zeiller *d, h*.
(2) Stur *e*.
(3) Fontaine *a*.

A un niveau un peu plus élevé, dans le Lias (1), on rencontre, d'ailleurs, des représentants non douteux du genre *Gleichenia*, reconnaissables à la fois à leurs organes fructificateurs et au mode de division de leurs frondes ; le type se continue à partir de là (2) jusque dans le Tertiaire, largement représenté surtout dans le Crétacé, où l'on a observé (3), particulièrement dans les couches crétacées, tant inférieures que supérieures, du Groënland, plusieurs formes spécifiques de *Mertensia* aussi bien que de *Gleichenia*.

Matoniées. — Ce groupe, intermédiaire en quelque sorte entre les Gleichéniées et les Cyathéacées, se rapprochant des premières par le mode de groupement des sporanges, réunis en petit nombre dans chaque sore, et des dernières par la forte obliquité de l'anneau, ne compte aujourd'hui que deux espèces, appartenant à un seul genre, le genre *Matonia ;* mais il paraît avoir été plus largement représenté à l'état fossile.

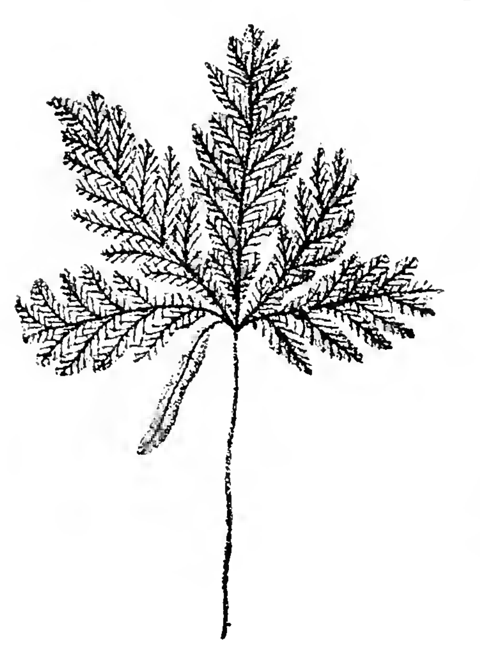


Fig. 40. — *Laccopteris Gœpperti* Schenk, du Rhétien. Fronde très jeune ; grand. nat. (d'après Gœppert).

Il faut lui rapporter d'abord le genre *Laccopteris* Presl, caractérisé par ses frondes pédalées (fig. 40), constituées exactement comme celles du *Mat. pectinata* actuel, mais à nervures généralement libres, et dont les sores (4) ne diffèrent de ceux de cette dernière espèce que par l'absence, au moins apparente, d'indusium (fig. 41) ; les *Laccopteris*

---

(1) Raciborski *d.*

(2) Zigno *a.*

(3) Heer *d ;* Velenovsky *c.*

(4) Zeiller *f.*

ont été à la fois abondants et variés depuis l'époque rhétienne jusqu'au début de la période crétacée.

Le genre jurassique *Microdictyon* Saporta, moins bien connu, offre des sores semblables à ceux des *Laccopteris* (1), mais les nervures de ses folioles s'anastomosent en réseau régulier.

Le genre *Matonidium* Schenk, du Wealdien, avec des sores ovales, indusiés, paraît également voisin du genre *Matonia*.

Fig. 41. *Laccopteris Münsteri* Schenk, du Rhétien. Sore grossi 24 fois.

Enfin celui-ci a été lui-même trouvé à l'état fossile, dans le Cénomanien de la Moravie (2), sous une forme très voisine du *Mat. pectinata*.

Peut-être doit-on encore rapprocher des Matoniées les genres rhétiens *Selenocarpus* Schenk et *Andriania* F. Braun (3), à frondes digitées, à sporanges munis d'un anneau oblique complet, réunis en petit nombre dans chaque sore, mais non étalés cependant autour d'un centre commun comme dans les genres précédents.

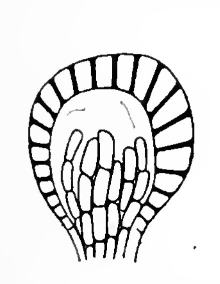


Fig. 42. — Sporange à anneau oblique ou longitudinal, du Culm de l'Autunois ; grossi (d'après Renault).

Cyathéacées. — On ne connaît pas de Cyathéacées dans la flore paléozoïque, bien qu'on puisse se demander s'il ne faudrait pas leur rapporter un sporange isolé, à anneau très oblique, presque longitudinal, et susceptible de faire également songer aux Polypodiacées (fig. 42), observé par M. B. Renault dans le Culm de l'Autunois (4). Mais elles sont assez abondantes

(1) Raciborski *d*.
(2) Krasser *a*.
(3) Schenk *a*, *e*.
(4) Renault *r*.

dans la flore secondaire, du moins à partir de l'époque liasique (1), représentées par plusieurs genres : d'abord le genre *Dicksonia*, dont on a trouvé de nombreuses formes spécifiques, et auquel il faut attribuer, suivant toute vraisemblance, les tiges arborescentes du Jurassique et du Crétacé décrites sous le nom générique de *Protopteris*, qui ressemblent de tout point à celles de certains *Dicksonia* actuels ; puis le genre *Thyrsopteris*, à segments fertiles dépourvus de limbe, et auquel on a rapporté sans doute un trop grand nombre d'espèces, de l'Infracrétacé principalement, observées seulement à l'état stérile ; enfin le genre *Alsophila* (2), qu'on retrouve encore dans le Tertiaire de nos régions et qui se montre notamment représenté à Sézanne, dans l'Eocène ancien du bassin de Paris, par une espèce non douteuse, accompagnée peut-être de formes spécifiques des genres *Cyathea* et *Hemitelia*, mais d'attribution moins certaine.

Des tiges plus ou moins analogues à celles des *Cyathea* et des *Alsophila* ont également été rencontrées, à l'état fossile, dans les couches crétacées.

Polypodiacées. — De même que pour les Cyathéacées, rien n'indique la présence des Polypodiacées à l'époque paléozoïque ; mais il faut vraisemblablement leur rapporter un certain nombre de Fougères de l'époque jurassique, appartenant notamment aux genres *Clathropteris* et *Dictyophyllum*, dont je parlerai plus loin, et qui se montrent dès le Trias supérieur ou le Rhétien ; ces genres, établis d'abord sur des frondes stériles, offrent des fructifications tout à fait semblables à celles des *Polypodium* du sous-genre *Dipteris* (3), à savoir des sores peu fournis, très nombreux et

---

(1) Raciborski *d*.
(2) Raciborski *d*.
(3) Schenk *a* ; Raciborski *d*.

irrégulièrement répartis, formés de sporanges annelés ; il n'a pas été possible toutefois de s'assurer avec une complète certitude s'il s'agissait bien là d'un anneau longitudinal incomplet, comme celui qui caractérise les Polypodiacées.

On connaît en outre dans le Jurassique un certain nombre de formes spécifiques plus ou moins directement assimilables au genre *Davallia* (1) ou au genre *Onychium* (2).

En tout cas, dans l'Infracrétacé apparaissent des représentants non douteux de certains genres actuels de Polypodiacées (3), du genre *Aspidium* notamment dans le Néocomien des États-Unis ; et ils deviennent de plus en plus abondants et variés dans le Crétacé supérieur et surtout dans le Tertiaire, où l'on a reconnu, entre autres, de nombreux *Pteris*, des *Blechnum*, des *Woodwardia*, des *Asplenium*, des *Lastræa*, des formes diverses de *Polypodium*, des *Chrysodium*, etc., dans le détail desquels il n'est pas possible d'entrer.

Botryoptéridées. — Je place ici, à la suite des Fougères fossiles à sporanges annelés susceptibles d'être rattachées plus ou moins directement aux familles actuelles de cette classe, un groupe particulier, d'affinités encore incertaines, appartenant à la flore paléozoïque, celui des Botryoptéridées, que M. B. Renault, à qui la connaissance en est due (4), regarde comme ayant possédé des spores de deux sortes, et comme intermédiaires, à raison de ce caractère, entre les Fougères, dont elles se rapprochent à tous les autres points de vue, et les Hydroptérides.

Les Botryoptéridées, étudiées surtout sur des échantillons silicifiés, avaient des frondes filicoïdes à rachis parcouru par un faisceau libéroligneux de forme variable, affec-

(1) Raciborski *d*.
(2) Yokoyama *a*.
(3) Fontaine *b*.
(4) Renault *b*, *d*, *m*, *r*.

tant en coupe transversale tantôt la forme d'un H ou d'une ancre double, tantôt celle d'un ω, tantôt celle d'une barre transversale, suivant les genres. Les sporanges, à parois épaisses, formées de plusieurs assises de cellules, et se rapprochant par là de ceux des Eusporangiées, sont munis d'une bande unilatérale ou d'un anneau longitudinal complet, formé de plusieurs rangées de cellules nettement différenciées ; ils renferment, dans les deux genres *Botryopteris* et *Zygopteris* où on a pu en observer le contenu, des spores globuleuses, toutes semblables par leurs dimensions, mais dont les unes présentent à leur surface trois courtes lignes divergeant à 120° (fig. 43 A), tandis que les autres semblent

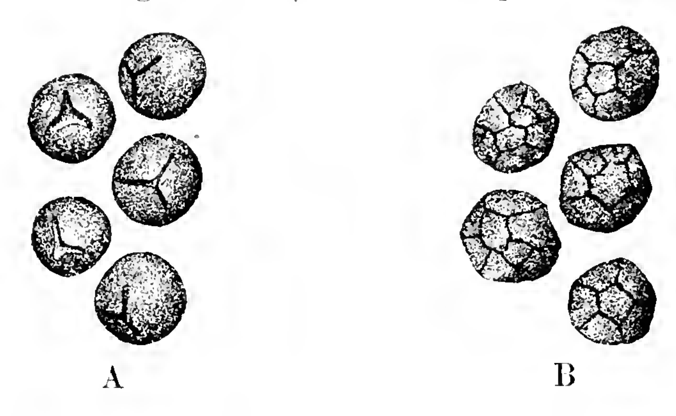


Fig. 43. — Spores de *Botryopteris forensis* Renault, du Stéphanien de Saint-Étienne, les unes triradiées (A) (macrospores ?), les autres pluricellulaires (B) (microspores ?), fortement grossies (d'après Renault).

dépourvues de ces lignes et sont divisées à l'intérieur en un certain nombre de cellules polyédriques (fig. 43 B). M. Renault regarde celles-là comme des macrospores et celles-ci comme des microspores, non cependant sans admettre qu'elles puissent être les unes et les autres de même nature, et qu'un tissu cellulaire se soit développé dans un certain nombre seulement d'entre elles. Une telle hypothèse n'a sans doute rien que de fort plausible, mais peut-être encore peut-on se demander si ces spores sont réellement cloisonnées et si l'apparence qu'elles présentent ne résulte pas simplement, comme dans d'autres cas (1), de plissements profonds de l'en-

(1) Bertrand *e.*

dospore; aussi l'hétérosporie ne me semble-t-elle pas assez nettement établie pour que je croie devoir exclure les Botryoptéridées de la classe des Fougères; au surplus, fût-elle démontrée, l'hétérosporie ne me paraîtrait pas, à elle seule, de nature à légitimer une pareille exclusion, les Fougères, aujourd'hui isosporées sans exception, ayant pu autrefois, comme c'est le cas pour les Equisétinées, comprendre également des types hétérosporés.

Le genre qui a donné son nom à la famille est le genre *Botryopteris* Renault, du Stéphanien et du Permien, connu

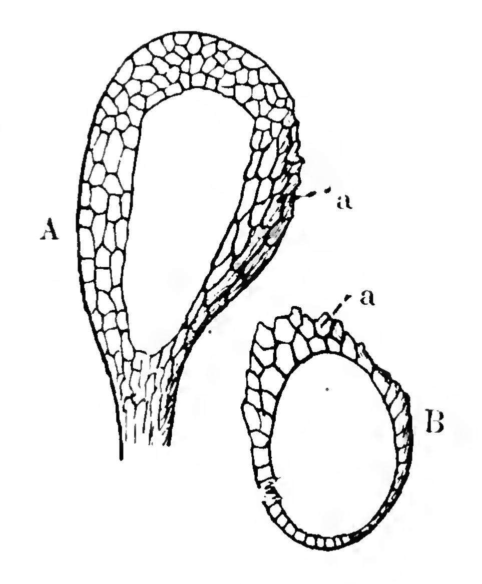


Fig. 44. — *Botryopteris forensis* Renault, du Stéphanien. A, sporange vu de côté et coupé ; B, coupe transversale d'un sporange (*a*, bande élastique); gross. : 30 diam. (d'après Renault).

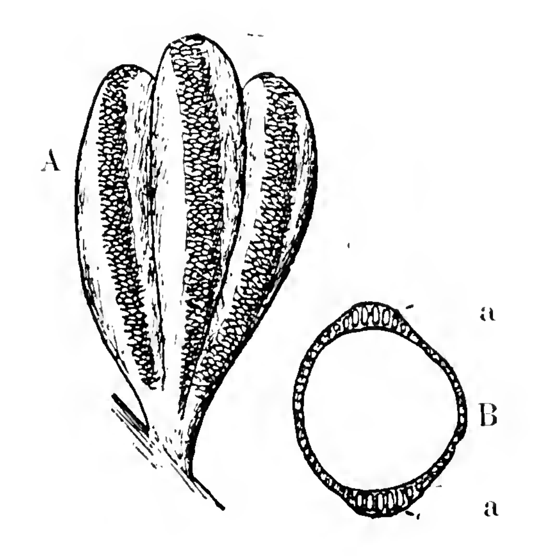


Fig. 45. — *Zygopteris pinnata* Grand' Eury, du Stéphanien. A, groupe de sporanges, grossi 12 fois. B, coupe transversale d'un sporange (*a* bande élastique); gross. : 15 diam. (d'après Renault).

seulement à l'état silicifié et caractérisé par ses faisceaux pétiolaires à section en forme d'ω, par ses sporanges réunis en bouquets sur des ramifications multipliées du rachis, entièrement dépourvues de limbe, et munis sur le côté d'une bande élastique à plusieurs rangs de cellules (*a*, fig. 44). Les sporanges les plus extérieurs étaient stériles, à paroi fortement épaissie, et constituaient vraisemblablement une sorte d'enveloppe protectrice autour de l'amas de fructifications. Les frondes, à lobes arrondis peu accentués, étaient, en partie au moins, flottantes, munies de stomates sur leur

face supérieure, et sur leur face inférieure de longs poils articulés présentant, au bout de chaque article, de petites dents appliquées, et offrant ainsi l'aspect de Prêles microscopiques.

Le genre *Zygopteris* Corda est connu à la fois en empreintes et à l'état silicifié ; le faisceau pétiolaire présente une section en forme d'H ; les sporanges, réunis en petits groupes le long de rachis dépourvus de limbe ou ne portant de pinnules qu'à leur base, sont munis d'un anneau longitudinal complet à plusieurs rangs de cellules (fig. 45) ; les frondes, trouvées dans le Permien et le Stéphanien, étaien· régulièrement pennées, à pennes stériles garnies de pinnules dentées, très analogues à celles de certains *Sphenopteris* qui, par les caractères de leurs fructifications, appartiennent au genre *Corynepteris*.

Le genre *Corynepteris* Baily n'est connu qu'à l'état d'empreintes : il comprend un certain nombre de Sphénoptéri-

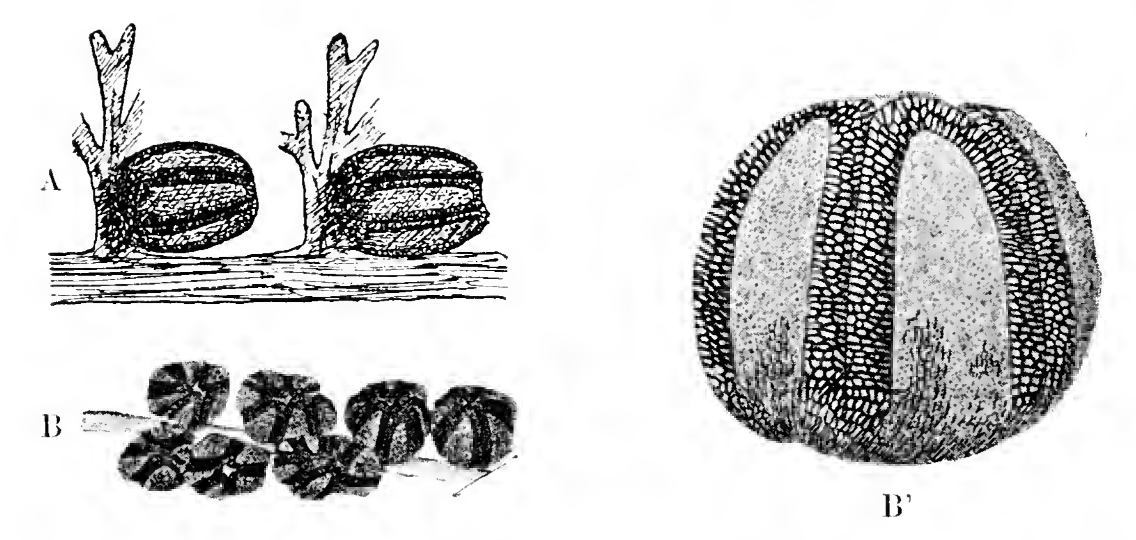


Fig. 46. — A, *Corynepteris Essinghi* Andræ (sp.), du Westphalien. Fragment de penne fertile, grossi 6 fois. — B, *Coryn. coralloides* Gutbier (sp.), du Westphalien. Fragment de penne fertile, grossi 4 fois. B', sore de la même espèce, vu de côté, grossi 28 fois.

dées et Pécoptéridées du terrain houiller, dont les pinnules fertiles portent chacune un sore unique, formé de cinq à dix sporanges groupés autour d'un centre commun, munis d'un

(1) Zeiller *d, h*.

anneau longitudinal complet à plusieurs rangs de cellules et se touchant par les bords de ces anneaux (fig. 46). Ce genre présente des affinités trop évidentes avec le précédent, dont il ne diffère guère que par la non-disparition du limbe sur les portions fertiles de la fronde, pour ne pas être rapporté également aux Botryoptéridées ; il semble, d'autre part, avoir, par tous les caractères de ses frondes, aussi bien fertiles que stériles, sa place marquée parmi les Fougères, et il fournit un argument à l'appui du rattachement à ces dernières de la famille des Botryoptéridées.

Cette famille devrait, à raison de la constitution de ses sporanges, à paroi formée de plusieurs assises de cellules, être rangée dans les Eusporangiées, sans pouvoir être cependant rapprochée des Marattiacées non plus que des Ophioglossées.

GENRES ÉTABLIS SUR DES FRONDES STÉRILES

Considérées au point de vue du mode de division et de découpure de leurs frondes, les Fougères fossiles, même les plus anciennes, ne diffèrent pas sensiblement des formes actuelles, si bien que Gœppert avait cru pouvoir trouver dans l'étude des frondes stériles des caractères permettant des rapprochements avec des genres encore vivants, et avait proposé l'emploi de termes génériques tels, par exemple, que *Cyatheites*, *Hemitelites*, pour des Pécoptéridées houillères que des observations ultérieures ont démontré, malgré leur ressemblance apparente avec certains *Cyathea* ou *Hemitelia*, n'être pas des Cyathéacées, mais bien des Marattiacées, appartenant aux genres *Asterotheca* ou *Dactylotheca*.

Cependant, malgré cette similitude générale de forme, bon nombre de Fougères des temps paléozoïques offrent, dans la constitution de leurs frondes, certaines particularités qui ne s'observent plus ou ne s'observent du moins que rarement chez les Fougères vivantes. Je mentionnerai d'abord ce fait

que, chez la plupart des Fougères houillères, le premier segment de chaque penne en partant de la base est situé sur le bord inférieur du rachis (catadrome) et est en général le plus développé de tous, tandis que chez les Fougères

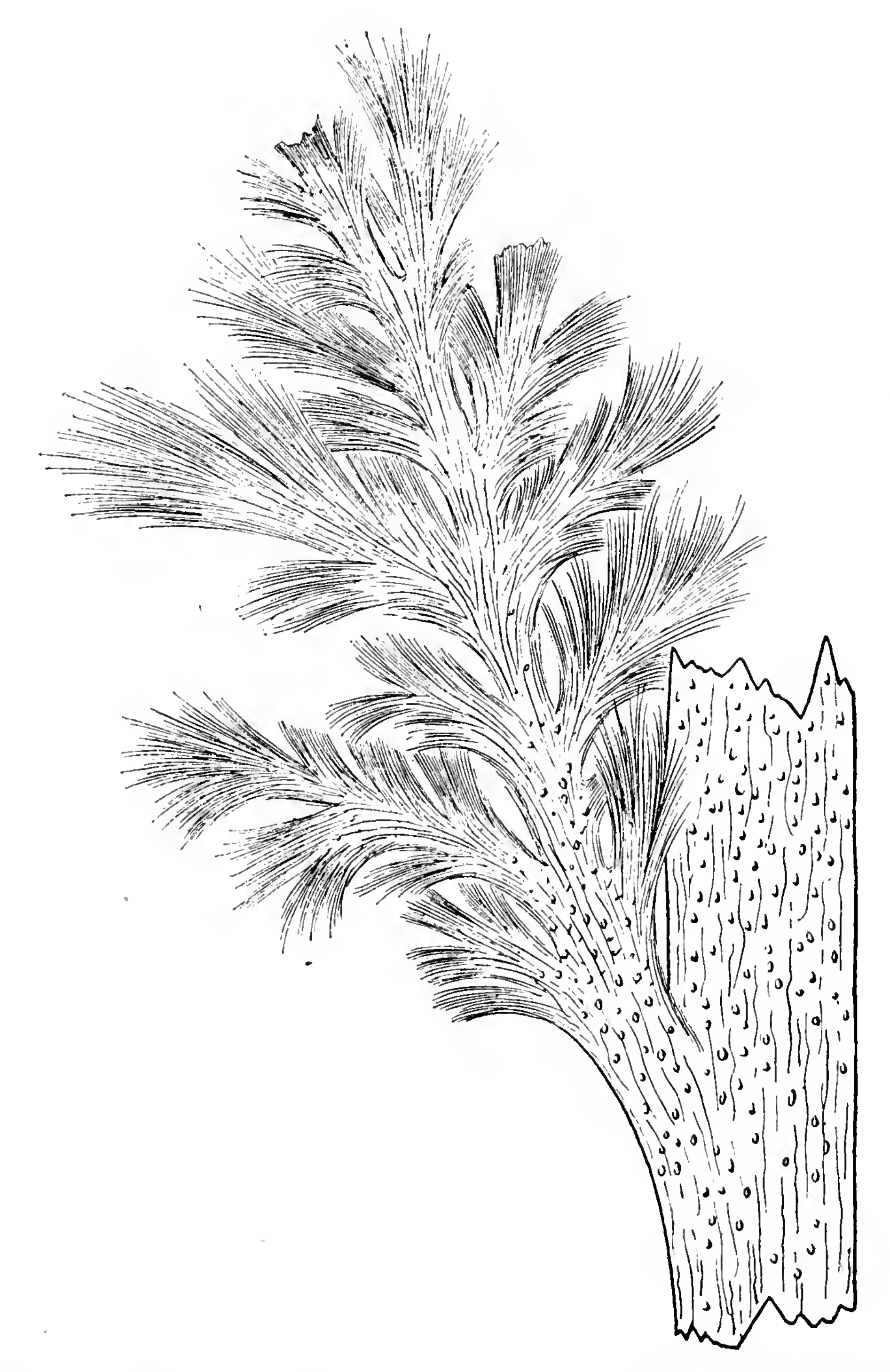


Fig. 47. — *Aphlebia* fixé sur un rachis de Fougère, réduit aux 3/4 de grandeur naturelle (d'après Grand'Eury).

vivantes c'est beaucoup plus généralement sur le bord supérieur du rachis (anadrome) que naît le premier segment de la penne, lequel est en même temps, d'ordinaire, plus développé que les suivants; ce n'est pas là cependant une règle absolue,

car un certain nombre de Fougères de la flore actuelle, notamment parmi les Cyathéacées et les Osmondées, ainsi que divers *Pteris* et *Nephrodium*, présentent à cet égard la même disposition que les Fougères paléozoïques.

Une autre particularité consiste dans la présence fré-

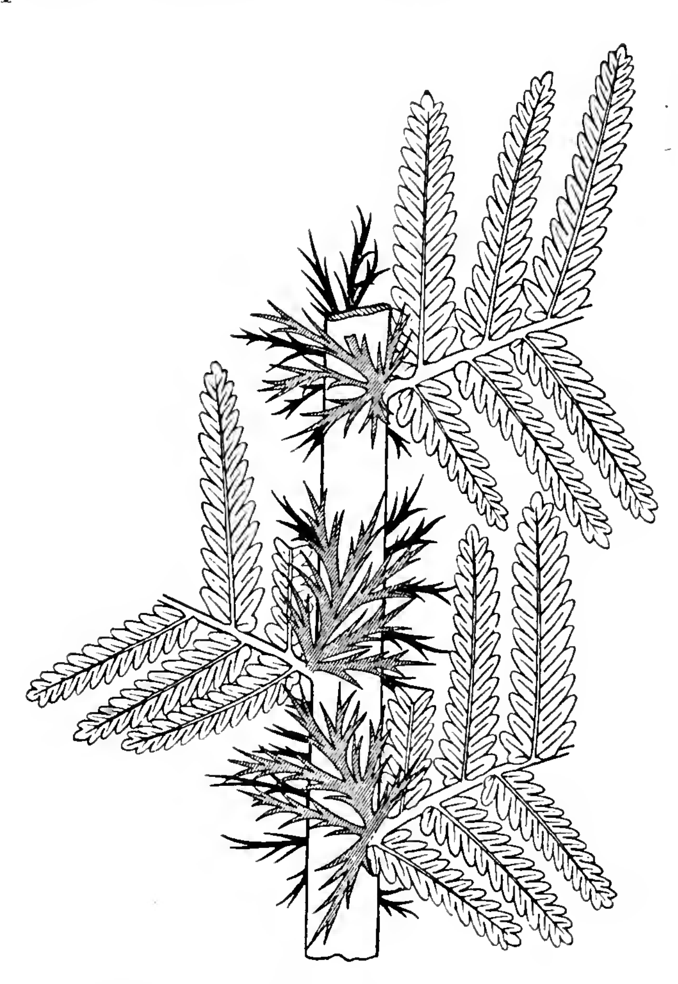


Fig. 48. — *Pecopteris* (*Dactylotheca*) *plumosa* Artis (sp.), du Houiller. Fragment de fronde, montrant les *Aphlebia* fixés à la base de chaque penne en avant et en arrière du rachis ; réduit aux 2/3 de grandeur naturelle.

quente, chez ces dernières, de pennes ou de pinnules hétéromorphes fixées soit sur le rachis principal, tantôt à sa base, tantôt à la naissance des pennes latérales, soit à la base même de celles-ci, tantôt des deux côtés, et tantôt d'un seul. C'est ainsi qu'on rencontre fréquemment dans le terrain houiller ou permien de grandes expansions foliacées à division pinnatifide, à segments lobés ou dentés, à nervation généralement confuse, comparables comme aspect à des feuilles de laitue frisée, et dont l'interprétation est restée incertaine jusqu'au jour où elles ont été trouvées fixées sur de gros rachis de Fougères (fig. 47) appartenant à des Péco-

ptéridées ; il faut voir dans ces feuilles, qu'on a désignées sous le nom générique d'*Aphlebia*, des pennes anomales ou du moins hétéromorphes, homologues sans doute de celles qu'on observe à la base des pétioles de certaines Cyathéacées arborescentes, de l'*Hemitelia capensis* Br., ou de l'*Hem. setosa* Mett., notamment. Le même nom d'*Aphlebia* a été appliqué à des folioles beaucoup moins développées, divisées en étroits segments aigus, qui se montrent à la base des pennes primaires de certaines frondes, notamment chez

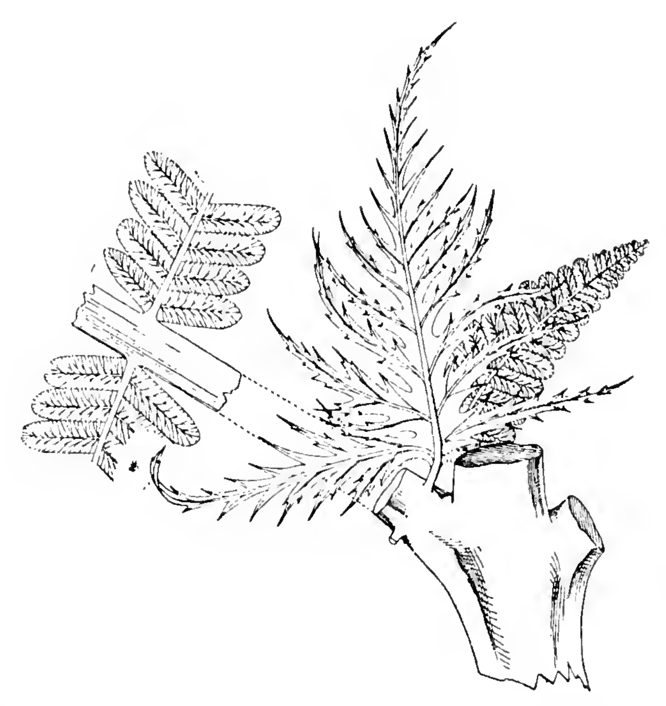


Fig. 49. — *Mertensia glauca* Swartz. Base d'une penne primaire montrant l'une des pennes basilaires de dernier ordre avec la penne hétéromorphe qui en dépend ; légèrement grossie (d'après un échantillon de l'Herbier du Muséum d'histoire naturelle de Paris, récolté au Yun-Nan par l'Abbé Delavay).

des Pécoptéridées appartenant par les caractères de leurs fructifications au genre *Dactylotheca* : ces folioles, qu'on a prises longtemps pour une végétation parasite, sont attachées par paires sur le rachis, l'une sur la face antérieure, l'autre sur la face postérieure, à la naissance de chaque penne latérale (fig. 48) ; on ne peut guère les comparer, parmi les Fougères vivantes, qu'aux pennes ou pinnules hétéromorphes qui s'observent chez certaines Gleichéniées aux points de ramification du rachis, attachées soit sur les rachis latéraux, soit à la base des pennes basilaires de dernier ordre (fig. 49). Enfin parfois les pinnules basilaires

de chaque penne se montrent différentes des suivantes, soit d'un seul côté du rachis, soit des deux côtés, divisées par dichotomie en lanières étroites, tantôt faiblement divergentes, tantôt étalées en éventail (fig. 50) : il en est ainsi notamment chez un assez grand nombre de Sphénoptéridées.

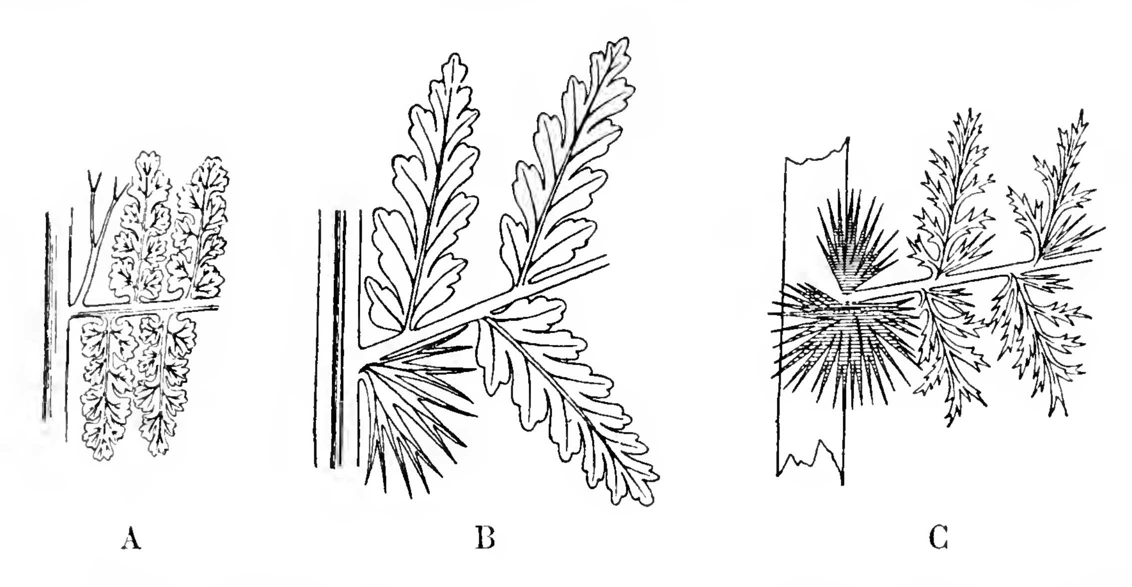


Fig. 50. — Types divers d'*Aphlebia :* A, *Sphenopteris coralloides* Gutbier, du Westphalien ; gross. 2 fois. B, *Sphen. karwinensis* Stur (sp.), du Westphalien (d'après Stur) ; C, *Sphen. heracleensis* Zeiller, du Westphalien ; gross. une fois et demie.

Ces pennes ou pinnules hétéromorphes se rencontrent, d'ailleurs, chez des espèces appartenant, par leur mode de fructification, aux types les plus divers , tels, notamment, que *Dactylotheca*, *Discopteris*, *Kidstonia*, *Oligocarpia*, *Corynepteris*, et il est par conséquent impossible de tirer de leur présence aucun indice en faveur du rattachement à telle ou telle famille naturelle des formes sur lesquelles elles se présentent.

J'ai indiqué plus haut les noms et les caractères des six groupes principaux établis sur les caractères des frondes, indépendamment du mode de fructification, trop souvent inconnu pour qu'on puisse y avoir recours pour la classification et la détermination courante des espèces fossiles. Je passe donc, sans revenir sur leur définition, à l'examen des genres les plus importants compris dans chacun d'entre eux.

Sphénoptéridées.

Le type de ce groupe est le genre *Sphenopteris* Brongniart, caractérisé par ses pinnules rétrécies à leur base, à contour plus ou moins profondément lobé ou denté, constituant, par leur réunion le long des rachis de divers ordres, des frondes régulièrement pennées, à limbe finement découpé.

Dans la flore actuelle, le *Davallia tenuifolia* Sw., l'*Asplenium ruta muraria* L., par exemple, seraient des *Sphenopteris*.

Je ne puis mentionner, à titre d'exemple, que trois ou

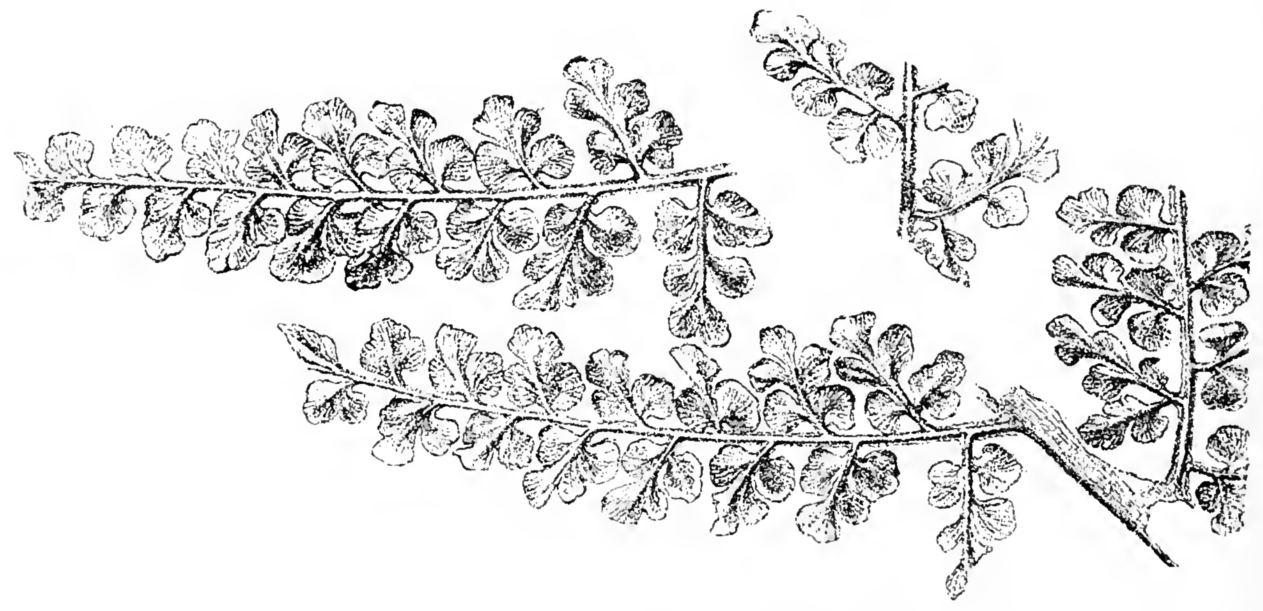


Fig. 51. — *Sphenopteris obtusiloba* Brongniart, du Westphalien. Fragment de fronde, grand. nat. (d'après Stur).

quatre espèces de ce genre, largement représenté à toutes les époques, notamment pendant la période houillère, et surtout à l'époque westphalienne :

Sph. obtusiloba Brongniart, l'une des espèces les plus caractéristiques du Westphalien, à pinnules assez développées, à lobes arrondis, à nervures plusieurs fois dichotomes (fig. 51), à fronde généralement bifurquée. Cette espèce forme le centre d'un groupe assez nombreux, celui des *Sphenopteris* névroptéroïdes, à assez grandes pinnules à lobes arrondis, parcourues par de nombreuses nervures.

Sph. Hœninghausi Brongniart, également du Westphalien, à petites pinnules bombées, à rachis écailleux, à fronde

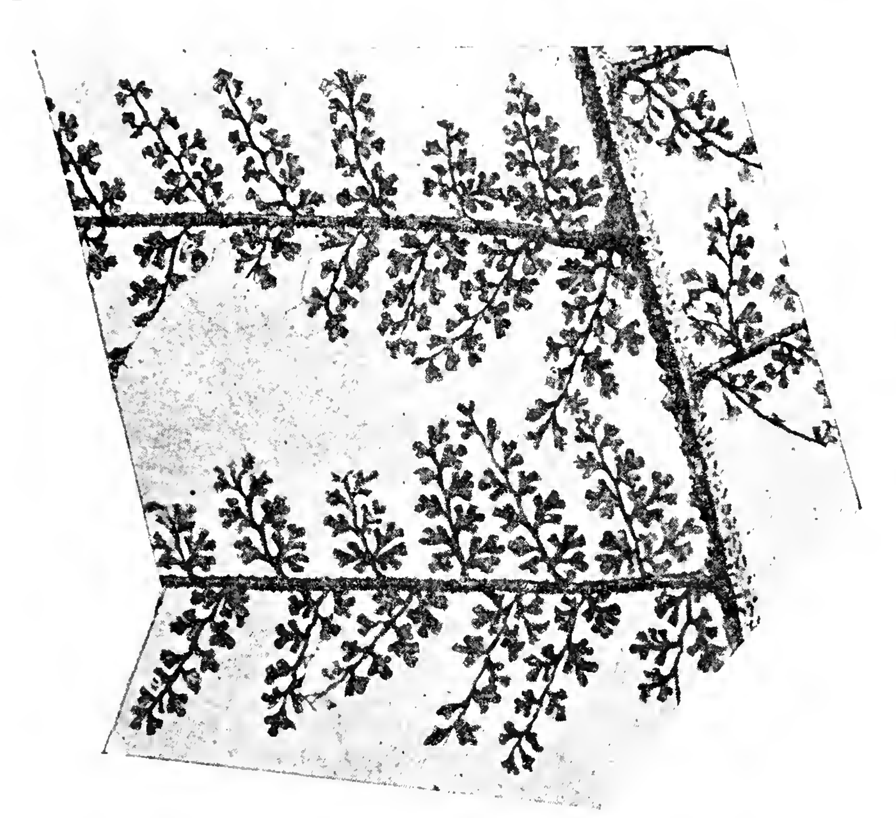


Fig. 52. — *Sphen. Hœninghausi* Brongniart, du Westphalien. Fragment de fronde, grand. nat. (d'après Andræ).

bifurquée presque dès la base, paraissant avoir porté des fructifications de *Calymmatotheca* (fig. 52).

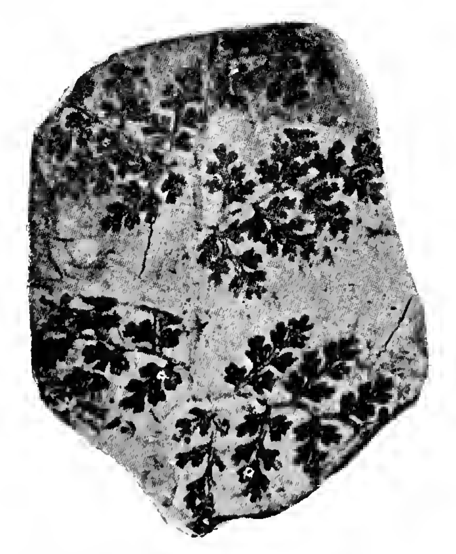


Fig. 53. — *Sphen. bella* Stur (sp.), du Westphalien. Fragment de fronde, grand. nat.

Sph. bella Stur (sp.), du Westphalien encore, à petites pinnules finement découpées, à fructification de *Renaultia* (fig. 53). Des pinnules à peu près de même taille, et de forme plus ou moins analogue, rétrécies en coin à la base, à limbe

plus ou moins profondément lobé ou denté, se retrouvent chez un assez grand nombre d'espèces, dont on pourrait être tenté de croire qu'elles constituent un groupe vraiment naturel ; mais si plusieurs d'entre elles appartiennent en effet, par leur mode de fructification, à ce même genre *Renaultia*, une bonne partie appartiennent à des genres différents, comme, par exemple, le *Sph. karwinensis* Stur (sp.), du Westphalien (fig. 50 B), au genre *Discopteris*, le *Sph. quadridactylites* Gutbier (sp.), du même terrain (fig. 37), au genre *Hymenophyllites*, d'autres aux genres *Urnatopteris*, *Kidstonia*, etc.

Sph. coralloides Gutbier, du Westphalien, à pennes linéaires, à pinnules toutes égales, découpées en lobes palmatinerviés (fig. 50 A), à fructification de *Corynepteris*.



Fig. 54. — *Sphen. Essinghi* Andræ du Westphalien. Fragment de penne, grand. nat.

Sph. Essinghi Andræ, du Westphalien, à petites pinnules toutes égales, dyssymétriques, dentées sur leur bord antérieur, formant des pennes linéaires (fig. 54 et 46 A), à fructification de *Corynepteris* comme le *Sph. coralloides*.

Un certain nombre d'espèces houillères ont été rencontrées à l'état fructifié, et reconnues pour appartenir, entre autres, aux genres *Renaultia*, *Sphyropteris*, *Discopteris*, *Crossotheca*, *Calymmatotheca*, *Hymenophyllites*, *Oligocarpia*, *Corynepteris*. Parmi les *Sphenopteris* secondaires qui ont montré des frondes fertiles, on a reconnu principalement des *Thyrsopteris*, des *Dicksonia*, des *Davallia*, des *Aspidium*, des *Asplenium*, etc. Quant aux Sphénoptéridées tertiaires, elles ont pu presque toutes être rapportées avec une certitude à peu près complète à des genres vivants, de sorte qu'il n'a pas été nécessaire de recourir pour elles à l'emploi du terme générique de *Sphenopteris*.

Genre *Rhodea* Presl. — On désigne sous ce nom les *Spheno-*

pteris à pinnules divisées en lobes filiformes, la nervure étant seulement bordée d'une bande de limbe à peine perceptible. Ce genre se rencontre principalement dans le Culm et le Westphalien.

Genre *Scleropteris* Saporta, établi sur des Sphénoptéridées jurassiques, à frondes de petite taille, à petites pinnules ovales, contractées en avant, décurrentes en arrière, plus ou moins lobées, à nervures peu nombreuses, presque indistinctes, le limbe ayant été très épais (fig. 55). D'après les indices de fructification qu'on a pu observer, les *Scleropteris* se rapprocheraient des *Onychium* et des *Cryptogramme* actuels.

Genre *Stachypteris* Pomel, caractérisé par des pinnules stériles découpées en très petits lobes ovales, à limbe épais,

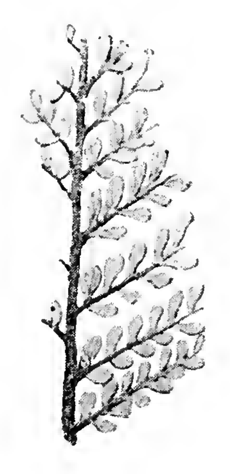


Fig. 55. — *Scleropteris tenuisecta* Saporta, du Corallien. Fragment de fronde, grand. nat. (d'après Saporta).



Fig. 56. — *Stachypteris spicans* Pomel. du Corallien. Fragment de penne fertile, grossi une fois et demie (d'après Saporta).

et par des pinnules fertiles très réduites, disposées les unes à la suite des autres à l'extrémité des pennes, de manière à former des sortes de petits épis comparables d'aspect aux segments fertiles des *Lygodium* (fig. 56). Les affinités de ce genre, propre à la flore jurassique, demeurent problématiques.

Genre *Palmatopteris* Potonié. — Ce genre comprend une

série de Sphénoptéridées houillères, principalement westphaliennes, à pinnules divisées en lobes presque linéaires, et chez lesquelles les pennes primaires se montrent divisées en deux branches presque égales, la penne secondaire la plus basse étant à elle seule presque aussi développée que l'ensemble des suivantes et affectant elle-même une appa-

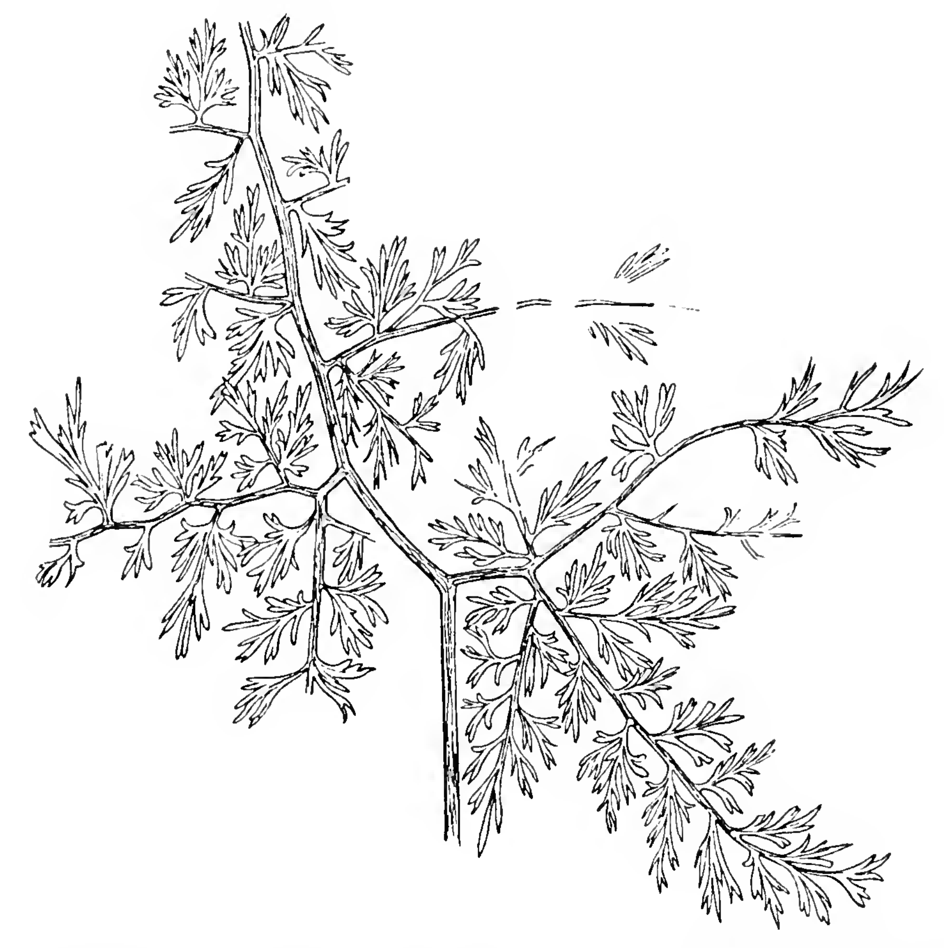


Fig. 57. — *Palmatopteris furcata* Brongniart (sp.), du Westphalien. Fragment de penne primaire, réduit aux 2/5 de grandeur naturelle (d'après Potonié).

rence bifurquée par suite de la prédominance de son segment inférieur (fig. 57).

L'une des espèces de ce genre, dont les diverses formes spécifiques paraissent étroitement alliées entre elles, le *Pal mat. alata* Brongniart (sp.), a montré des fructifications du type *Calymmatotheca* (1).

Genre *Diplotmema* Stur, caractérisé par la bifurcation régulière des pennes primaires de ses frondes, constituées

(1) Zeiller *t.*

chacune par un axe nu de longueur variable, portant à son sommet deux pennes feuillées, plus ou moins divergentes (fig. 58).

Les *Diplotmema*, répandus surtout dans le Culm, d'où ils se continuent jusqu'au commencement du Permien,

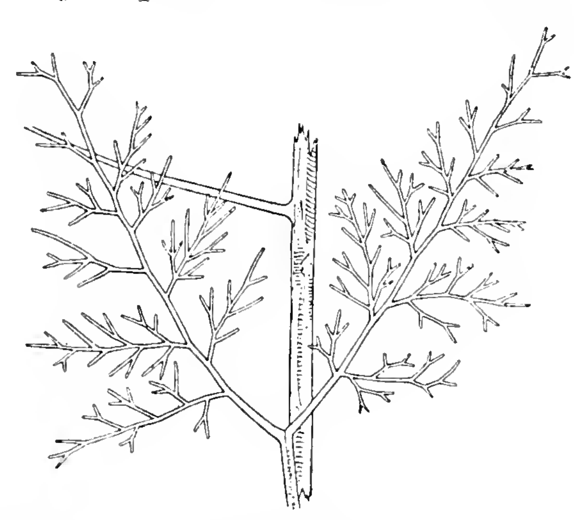


Fig. 58. — *Diplotmema dissectum* Brongniart (sp.), du Culm. Penne primaire et fragment de rachis principal avec base d'une penne primaire, réduits aux 2/3 de la grandeur naturelle (d'après Stur).

peuvent être comparés, au point de vue de la constitution de leurs frondes (1), peut-être grimpantes, d'une part aux *Lygodium*, d'autre part à certains *Mertensia*, au *Mert. pectinata* Willd. en particulier. On n'a que des renseignements trop incertains sur le mode de fructification d'une ou deux espèces seulement de ce genre pour pouvoir en apprécier les affinités, et peut-être les diverses formes qu'il comprend n'appartiennent-elles pas toutes, à ce point de vue, à un seul et même type.

Pécoptéridées.

Le genre *Pecopteris* Brongniart comprend essentiellement les Fougères à frondes régulièrement pennées, portant des pinnules, de taille généralement médiocre, attachées par toute leur base au rachis, à bords parallèles, le plus souvent entières et arrondies au sommet, parfois lobées ou

---

(1) ZEILLER *d*.

dentées, munies d'une nervure médiane bien caractérisée.

Dans la flore actuelle, le *Nephrodium Oreopteris*, par exemple, de même que bon nombre d'autres espèces du même genre ainsi que des genres *Cyathea* et *Alsophila*, se rangeraient parmi les *Pecopteris*.

On peut distinguer, parmi les *Pecopteris* de la flore paléo-

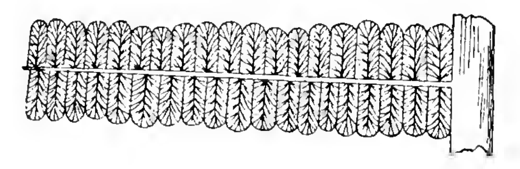


Fig. 59. — *Pecopteris cyathea* Schlotheim (sp.), du Stéphanien. Fragment de penne ; grand. nat.

zoïque, très abondants surtout dans la flore stéphanienne et permienne, trois groupes principaux : celui des *Pecopteris* cyathoïdes, ayant pour type le *Pec. cyathea* Schlotheim (sp.) (fig. 59), du Stéphanien et du Permien, à pinnules libres, ou

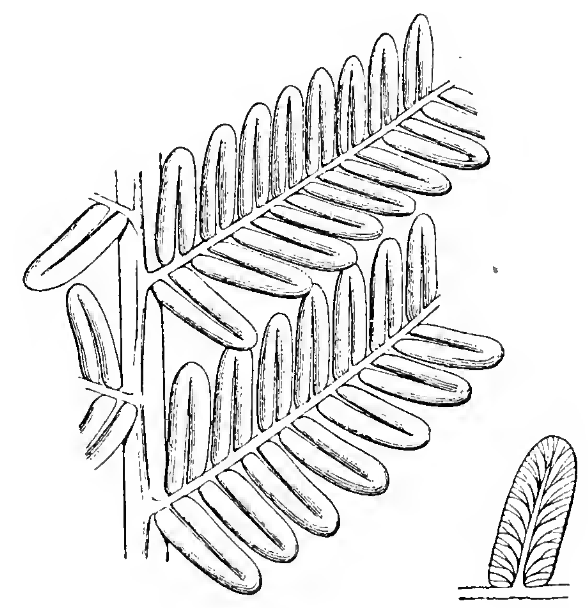


Fig. 60. — *Pec. polymorpha* Brongniart, du Stéphanien. Portion de penne primaire, légèrement réduite, et pinnule faiblement grossie.

à peine soudées entre elles, non contractées à leur base, à nervures latérales peu divisées ; la plupart d'entre eux appartenaient, par leurs fructifications, au genre *Asterotheca*, quelques-uns au genre *Dactylotheca* ;

celui des *Pecopteris* névroptéroïdes, à pinnules quelque peu contractées à leur base, à nervures latérales deux ou trois fois bifurquées, représentés notamment par le *Pec.*

polymorpha Brongniart, du Stéphanien et du Permien (fig. 60), lequel se range, par ses fructifications, dans le genre *Scolecopteris ;*

et celui des *unitæ*, c'est-à-dire des *Pecopteris* à pinnules plus ou moins soudées, comme c'est le cas chez le *Pec. unita*

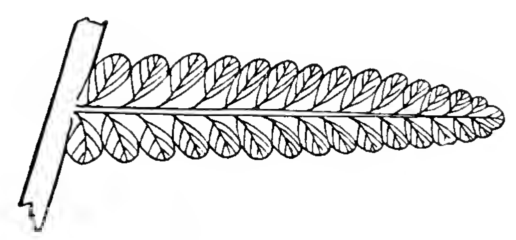


Fig. 61. — *Pec. unita* Brongniart, du Stéphanien. Fragment de penne, grand. nat.

Brongniart, du Stéphanien et du Permien, où les pinnules, unies seulement à leur base dans la région inférieure et moyenne de la fronde, se soudent, vers les bords de celle-ci,

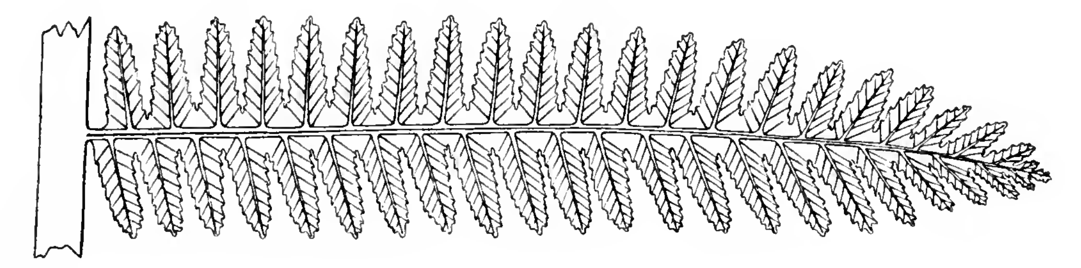


Fig. 62. — *Pec. feminæformis* Schlotheim (sp.), du Stéphanien. Fragment de penne, grand. nat.

sur toute leur hauteur, constituant ainsi des pennes simples à bord ondulé (fig. 61). Le *Pec. unita* a été trouvé fructifié, et constitue le type du genre *Ptychocarpus;* mais il est le seul de ce groupe dont on ait observé les fructifications. On peut mentionner encore utilement, comme appartenant à ce même groupe, le *Pecopteris feminæformis* Schlotheim (sp.) (fig. 62), à pinnules munies de dents aiguës, fréquent dans le Stéphanien et dans le Permien inférieur.

En dehors de ces trois groupes, les *Pecopteris* houillers comprennent encore, comme formes utiles à citer, le *Pec. Pluckeneti* Schlotheim, du Stéphanien, à grandes pinnules lobées, à fronde divisée par ramification dichotome, avec bourgeon susceptible de développement ultérieur dans

l'angle de chaque bifurcation, disposition semblable à celle de bon nombre de Gleichéniées; des échantillons fructifiés ont montré (1) des sores marginaux paraissant munis d'un indusium bivalve ou cupuliforme et rappelant ceux des *Dicksonia* (fig. 63), mais la constitution des sporanges n'a pu être observée. Une autre espèce à pinnules presque semblables, le *Pec. Sterzeli* Zeiller, offre de grandes frondes régulièrement pennées, qui ont été trouvées réunies en bouquet au sommet d'un tronc arborescent (2).

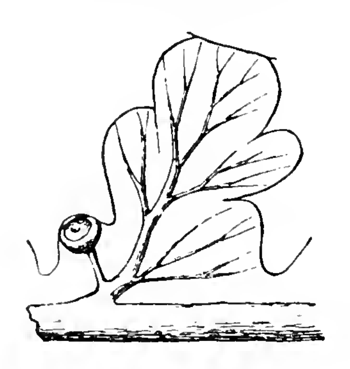


Fig. 63. — *Pec. Pluckeneti* Brongniart, du Stéphanien. Pinnule fertile, grossie 3 fois (d'après Sterzel).

La plupart des *Pecopteris* houillers, tout au moins des *Pecopteris* cyathoïdes, paraissent, d'ailleurs, avoir été arborescents; je parlerai plus loin de leurs tiges, connues sous les noms de *Caulopteris* et de *Psaronius*.

On comprend également sous le terme générique de *Pecopteris* diverses espèces de la flore secondaire et quelques autres, moins nombreuses encore, de la flore tertiaire, qui n'ont pu être avec quelque certitude rapprochées des formes vivantes.

Un certain nombre de Pécoptéridées, principalement des couches secondaires, ont été, d'autre part, détachées du genre *Pecopteris* et groupées sous le nom générique de *Cladophlebis*, proposé par Brongniart pour les espèces à grandes pinnules souvent dentées, plus ou moins arquées en avant, à nervures latérales ascendantes plusieurs fois bifurquées ; une partie assez notable de ces *Cladophlebis* paraissent être des Osmondées, principalement des *Todea*.

Brongniart a créé en outre un nom générique spécial, celui d'*Anomopteris*, pour un type particulier du Grès

(1) Sterzel *a, b*.
(2) Zeiller *i*.

bigarré, à frondes bipinnées, portées sans doute sur un tronc peu élevé, à très petites pinnules toutes égales, insérées un peu en travers sur le rachis et se recouvrant en partie les unes les autres ; plusieurs des échantillons recueillis paraissent fructifiés, mais ils sont trop mal conservés pour qu'on ait pu en étudier le mode de fructification.

Enfin, il faut mentionner à la suite des *Pecopteris* le genre *Weichselia* Stiehler, établi pour des Fougères crétacées (1) qui ne diffèrent des *Pecopteris* que par l'anastomose de leurs nervures latérales, formant un réseau à petites mailles polygonales.

Dans les types génériques qui viennent d'être énumérés, le rachis reste nu entre les pennes de divers ordres ; dans les trois genres qui vont suivre, il est, au contraire, feuillé sur toute son étendue.

Genre *Callipteridium* Weiss. — Ce genre, stéphanien et permien, se distingue du genre *Pecopteris*, d'une part par ses pinnules généralement élargies à la base, à nervures latérales nombreuses, dressées, et plusieurs fois bifurquées, dont les plus inférieures naissent directement du rachis, d'autre part par la présence, sur les rachis, d'une ou deux pinnules triangulaires dans chacun des intervalles compris entre les pennes simplement pinnées, ainsi que de petites pennes simplement pinnées entre les pennes bipinnées (fig. 64). Il semblerait que la fronde soit constituée par la ramification d'un rachis portant des pennes simplement pinnées, et divisé par une série de

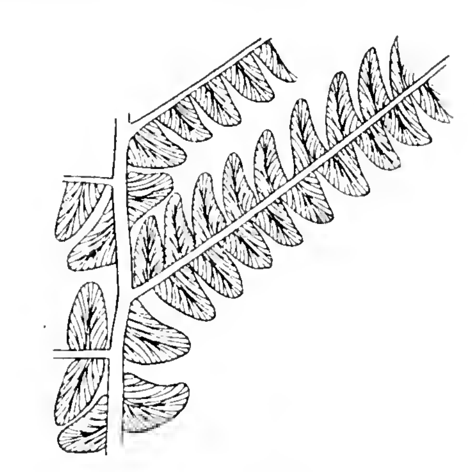


Fig. 64. — *Callipteridium pteridium* Schlotheim (sp.), du Stéphanien. Portion de penne primaire, réduite aux 3/4 de grand. nat.

(1) Nathorst *i*.

dichotomies successives en branches dyssymétriques, formant alternativement l'une la continuation du rachis primaire et l'autre une penne latérale. L'espèce la plus fréquente est le *Call. pteridium* Schlotheim (sp.).

Aucune espèce de ce genre n'a été, jusqu'ici du moins, rencontrée à l'état fertile.

Genre *Callipteris* Brongniart. — Frondes généralement bipinnées, à pinnules plus ou moins contractées en avant, décurrentes au contraire vers le bas sur le rachis, à nervures obliques, bifurquées, les plus basses du côté inférieur naissant directement du rachis, à pennes se prolongeant le long du rachis par une série de pinnules graduellement décroissantes vers le bas (fig. 65).

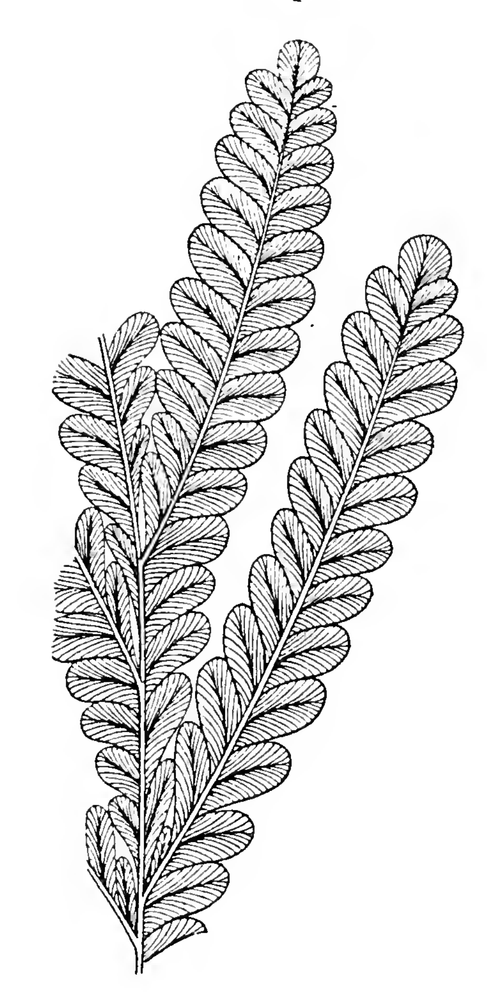


Fig. 65. — *Callipteris conferta* Sternberg (sp.), du Permien. Fragment de fronde, réduit aux 3/4 de grand. nat. (d'après Gœppert).

L'espèce typique de ce genre, lequel appartient en propre à la flore permienne, est le *Call. conferta* Sternberg (sp.), à pinnules pécoptéroïdes tout à fait entières; mais le genre *Callipteris* comprend en outre des espèces à pinnules sphénoptéroïdes (1), le passage des formes pécoptéroïdes aux formes sphénoptéroïdes se faisant pour ainsi dire graduellement par des formes à pinnules d'abord faiblement lobées, puis à contour profondément incisé, et enfin à lobes eux-mêmes lobulés. On n'en a observé jusqu'à présent aucun spécimen fertile.

Genre *Lomatopteris* Schimper. — Ce genre, essentiellement jurassique, reproduit le type des *Callipteris*, avec cette

(1) Zeiller *v*.

différence, que les pinnules extrêmes des pennes latérales se soudent généralement les unes aux autres en une longue pinnule terminale simple, que de plus l'épiderme, étant extrêmement épais et coriace, forme sur les empreintes une sorte de bourrelet ou de bordure continue tout le long du



Fig. 66. — *Lomatopteris ambigua* Saporta, du Kimméridien. Fragment de fronde, grand. natur. (d'après Saporta).

contour des pinnules (fig 66) ; la nervation est presque indistincte. On n'en connaît pas non plus d'échantillons fructifiés.

Genre *Mariopteris* Zeiller. — Ce genre est caractérisé par la double bifurcation du rachis des pennes primaires, lesquelles sont constituées par un axe nu divisé à son sommet en deux courtes branches portant chacune à son extrémité deux pennes feuillées plus ou moins divergentes ; les pinnules, tantôt simples, tantôt dentées ou lobées, parfois contractées à la base et devenant alors sphénoptéroïdes, se soudent, vers l'extrémité des pennes primaires et sur les pennes primaires supérieures, de manière à former des pennes simples, à bords ondulés ou dentés ; elles sont munies d'une nervure médiane nette, émettant des nervures secondaires dirigées obliquement, habituellement dichotomes. La pinnule basilaire de chaque penne de dernier

ordre, du côté inférieur, est généralement plus développée que les suivantes, assez souvent bilobée. Le rachis des pennes de dernier ordre se prolonge parfois au delà du limbe en une pointe nue, par laquelle les frondes prenaient

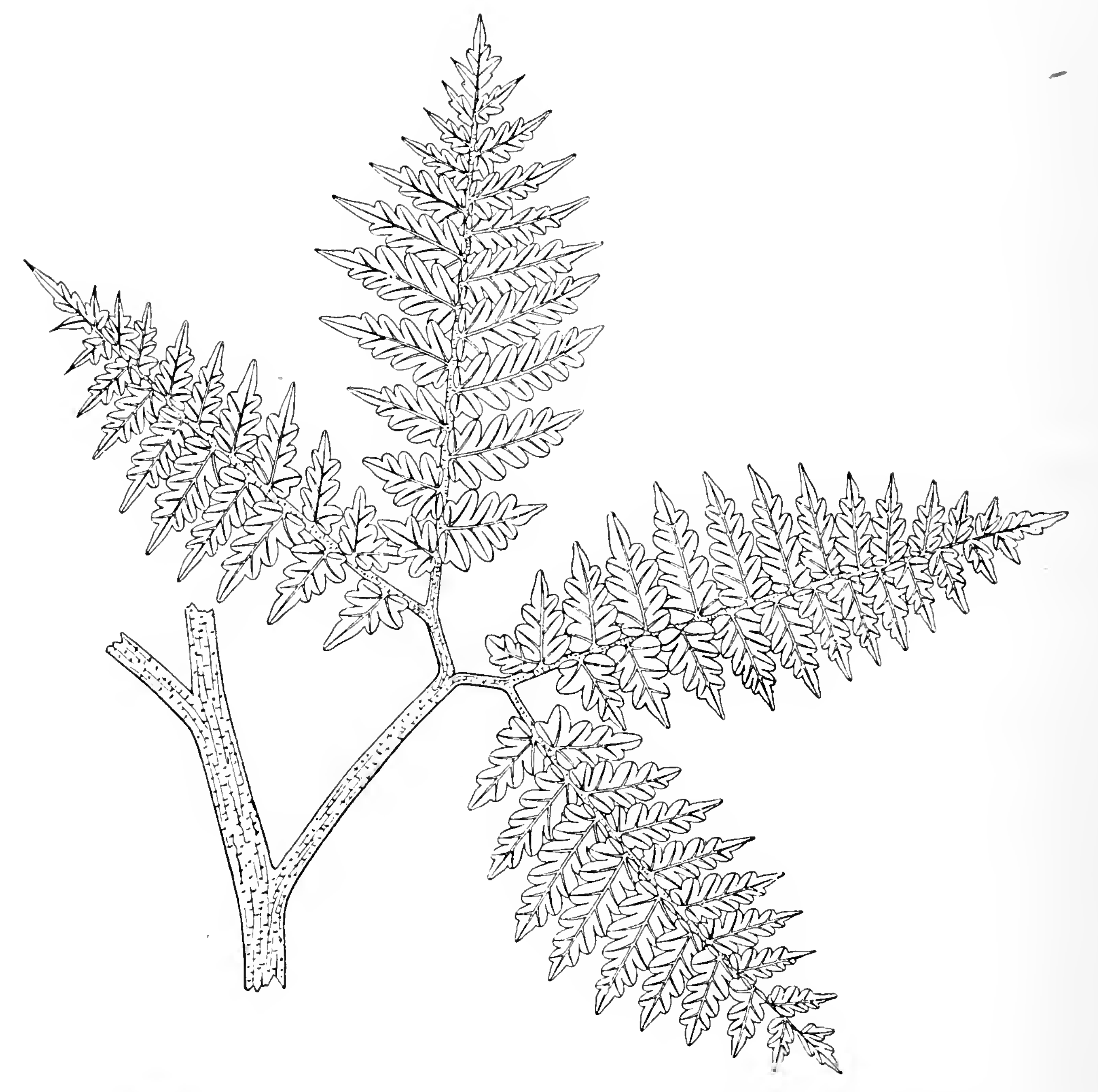


Fig. 67. — *Mariopteris muricata* Schlotheim (sp.), du Westphalien. Portion de fronde, montrant une penne primaire quadripartite de petite taille, réduite aux 2/3 de grandeur naturelle.

peut-être un point d'appui sur les plantes voisines. Ces frondes, probablement grimpantes, devaient offrir, comme celles des *Diplotmema*, un port analogue à celui des *Lygodium* ou du *Mertensia pectinata*.

Le *Mar. muricata* Schlotheim (sp.), caractéristique de la flore westphalienne (fig. 67), peut être considéré comme le type de ce genre, répandu surtout dans le Westphalien, beau-

coup plus rare dans le Stéphanien, au delà duquel on ne le retrouve plus. On n'en a rencontré jusqu'à présent aucun échantillon fructifié.

Section des **Aléthoptéridées**. — On peut grouper sous ce nom toute une série de Pécoptéridées à grandes pinnules généralement obliques sur le rachis, plus ou moins élargies vers leur milieu, décurrentes vers le bas, et se soudant les unes aux autres à l'extrémité des pennes de manière à former, soit de grandes pinnules terminales simples, soit des pennes simples ou à peine lobées succédant aux pennes simplement pinnées qui se trouvaient un peu plus bas. C'est ce qui a lieu actuellement chez plusieurs espèces de *Pteris*, notamment chez le *Pt. aquilina*.

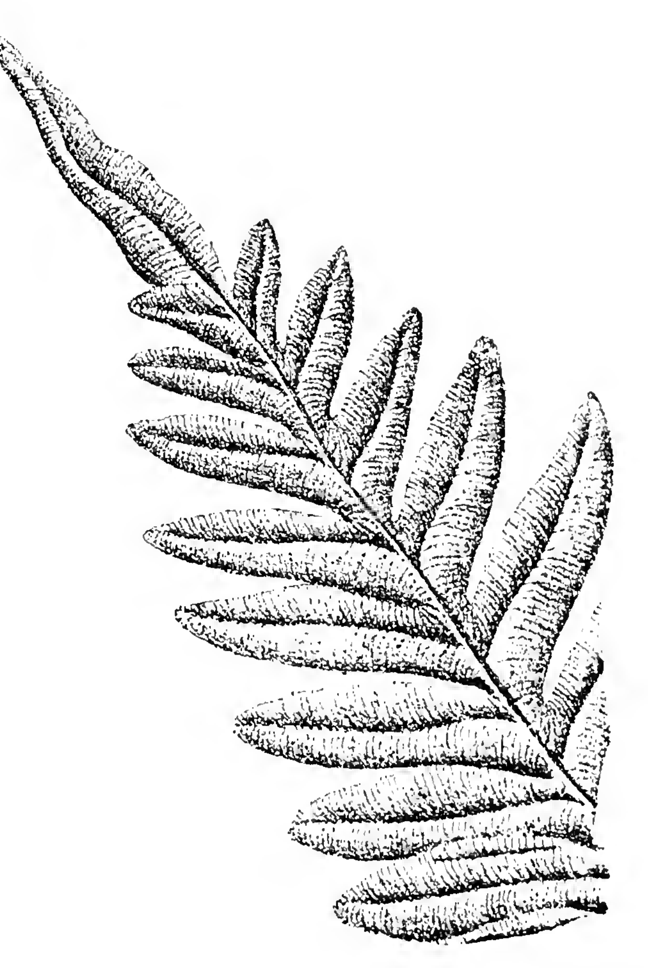


Fig. 68. — *Alethopteris Serli* Brongniart (sp.), du Westphalien. Fragment de penne, grand. nat. (d'après Brongniart).

Genre *Alethopteris* Sternberg. — Ce genre, qui apparaît dans le Dévonien et se montre très répandu dans le Houiller et le Permien, principalement dans le Westphalien, est caractérisé par ses grandes pinnules décurrentes, plus ou moins espacées, souvent élargies au milieu, munies d'une nervure médiane bien accentuée, et de nervures secondaires nombreuses, assez étalées, une ou plusieurs fois bifurquées (fig. 68). Le bord du limbe est souvent replié en dessous, ce qui avait fait croire jadis à la présence de fructifications marginales comme chez les *Pteris*, d'où le nom donné au genre.

Les *Alethopteris* avaient de très grandes frondes, au moins tripinnées, à ramification pennée régulière, peut-être parfois bifurquées, portées par d'énormes pétioles partant vraisemblablement d'une tige peu élevée, et affectant ainsi un port plus ou moins analogue à celui des *Angiopteris*.

M. Renault a reconnu (1) sur des fragments de rachis portant des pinnules d'*Alethopteris* une structure anatomique qui lui a permis de les rattacher aux *Myeloxylon*, dont il sera question plus loin et qui dépendent eux-mêmes des *Medullosa*, ces tiges d'attribution encore énigmatique, appartenant au groupe des Cycadofilicinées. Étant donné les analogies que ces tiges paraissent avoir, par certains caractères de leur structure, avec les Cycadinées, la connaissance du mode de fructification des *Alethopteris* aurait une importance capitale ; malheureusement on ne possède à cet égard, du moins jusqu'à présent, aucune observation précise. Je dois cependant signaler une pinnule d'*Aleth. Serli* Brongniart, trouvée récemment dans les dépôts houillers du Pas-de-Calais, qui montre à sa surface des granulations régulières offrant toute l'apparence de sporanges globuleux disposés en deux bandes de part et d'autre de la nervure médiane (fig. 69), ce qui confirmerait l'attribution aux Fougères des *Alethopteris* et des tiges dont ils dépendaient ; toutefois le grain de la roche est trop grossier pour qu'on puisse discer-

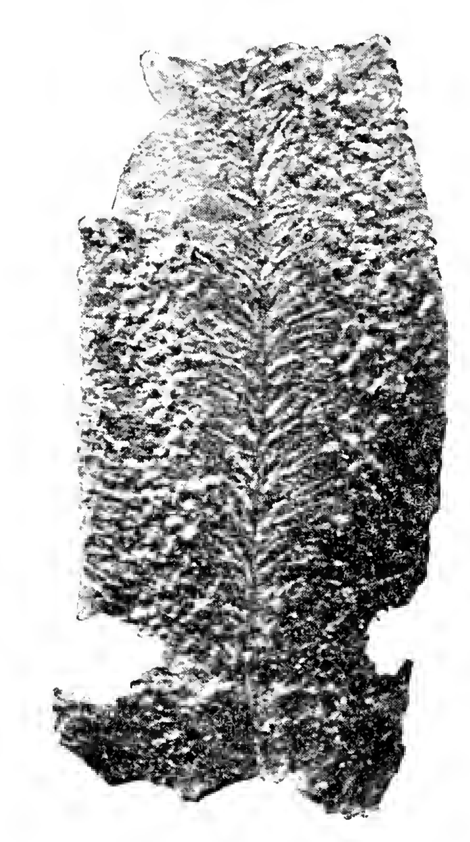


Fig. 69. — *Aleth. Serli* Brongniart (sp.). Pinnule paraissant chargée de fructifications, grossie huit fois. Mines de Courcelles-les-Lens (Pas-de-Calais), 5ᵉ veine.

(1) Renault *g, h*.

ner la constitution de ces granulations et affirmer que ce soient réellement des sporanges. Cet échantillon ne fournit donc pas une preuve, mais seulement une assez forte présomption en faveur de cette attribution ; en tout cas, aucun indice analogue n'ayant encore été recueilli, il m'a paru mériter d'être mentionné et figuré.

Genre *Lonchopteris* Brongniart. — Les espèces comprises dans ce genre, exclusivement westphalien, offrent tous les caractères des *Alethopteris*, à cette seule différence près, que les nervures secondaires des pinnules s'anastomosent en un réseau régulier (fig. 70). On n'a aucun renseignement sur leur mode de fructification.

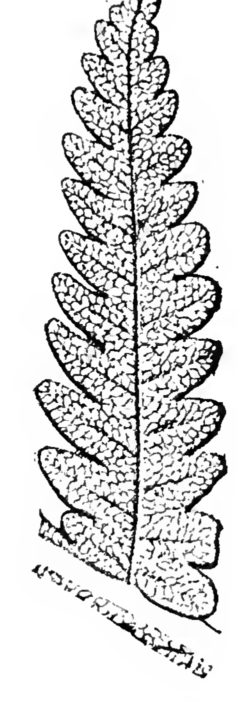
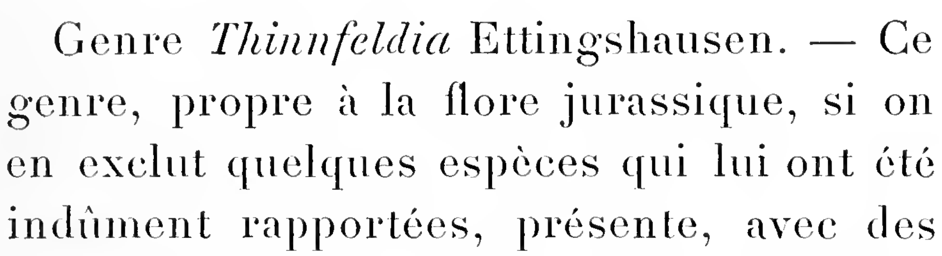


Fig. 70. — *Lonchopteris Bricei* Brongniart, du Westphalien. Portion de penne secondaire, grand. nat.



Genre *Thinnfeldia* Ettingshausen. — Ce genre, propre à la flore jurassique, si on en exclut quelques espèces qui lui ont été indûment rapportées, présente, avec des frondes de taille réduite, parfois simplement pinnées, plus souvent bipinnées, les caractères de forme et de nervation des *Alethopteris*, mais avec cette différence que la nervure médiane des pinnules y est beaucoup moins développée et s'évanouit bien au-dessous du sommet; les nervures secondaires, moins serrées, sont fortement dressées ; de plus, le limbe paraît avoir été très épais et coriace.

L'attribution de ce genre aux Fougères a inspiré quelques doutes jusqu'au jour où M. Raciborski en a observé (1) des pinnules fertiles montrant des sores non douteux, disposés de part et d'autre de la nervure médiane (fig. 71), mais dont

(1) Raciborski *d*.

les sporanges, recouverts, à ce qu'il semble, d'un indusium épais, n'ont pu être étudiés dans le détail de leur constitution.

Genre *Cycadopteris* Zigno. — Les *Cycadopteris*, assez analogues aux *Thinnfeldia*, ont un limbe encore plus épais, paraissant sur les empreintes bordé d'un ourlet marginal continu, comme cela a lieu chez les *Lomatopteris*, avec

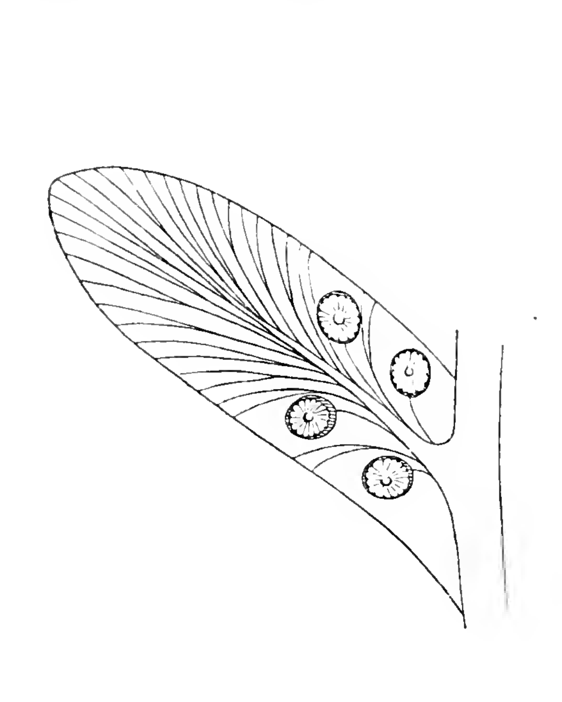


Fig. 71. — *Thinnfeldia rhomboidalis* Ettingshausen, du Lias. Pinnule fertile grossie 2 fois (d'après Raciborski).

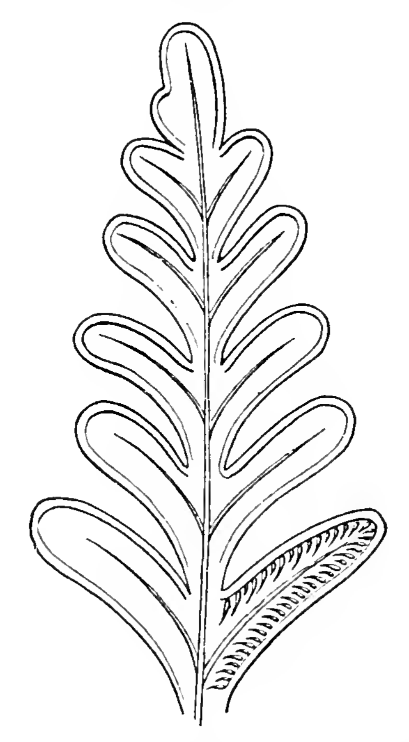


Fig. 72. — *Cycadopteris Brauniana* Zigno, de l'Oolithe. Portion de fronde, légèrement réduite.

lesquels ils paraissent avoir également des affinités. Leurs pinnules sont munies d'une nervure médiane nette, atteignant presque jusqu'à leur sommet, et de nervures latérales nombreuses plusieurs fois bifurquées.

L'une des espèces de ce genre, propre à la flore jurassique, le *Cycad. Brauniana* Zigno (fig. 72), a offert, à la face inférieure de ses pinnules stériles, des cryptes stomatifères en forme de boutonnières allongées entre les nervures, et sur d'autres échantillons des indices de fructifications formant une bande continue parallèle aux bords des pinnules, et affectant ainsi une disposition qui rappelle celle des *Pellæa* actuels (1).

---

(1) Zeiller *b*.

Odontoptéridées.

Le genre *Odontopteris* Brongniart, propre à la flore stéphanienne et permienne, est caractérisé par des pinnules attachées au rachis par toute leur base, tantôt ogivales, comme chez les *Od. Brardi* Brongniart (fig. 17) et *Od. minor* Brongniart (fig. 73), tantôt arrondies au sommet, comme chez l'*Od. lingulata* Gœppert (sp.) (fig. 74), parcourues par des nervures plusieurs fois bifurquées, naissant directement du rachis, sans nervure médiane véritable. La pinnule basilaire inférieure de chaque penne est généralement bilobée ou palmatilobée.

Les frondes, à ramification irrégulière, paraissent avoir eu leurs rachis plusieurs fois bifurqués, ne portant de pennes que sur leurs dernières divisions ; celles-ci étaient garnies, du côté interne de la bifurcation, de pennes simplement pinnées, et du côté externe de pennes bipinnées comprenant entre elles de petites pennes simplement pinnées (fig. 73) ; les portions du rachis situées au-dessous des dernières bifurcations étaient généralement munies, tout au moins chez certaines espèces, de grandes pinnules simples, à contour orbiculaire, ovale ou réniforme, à nervation rayonnante, et à bords frangés (*Cyclopteris*).

Ces frondes atteignaient vraisemblablement de très grandes dimensions, comme celles, plus régulières, des *Alethopteris*, et il est plus que probable que leurs pétioles, de même que ceux des *Alethopteris* et des *Nevropteris*, appartiennent par leur structure au genre *Myeloxylon*.

Le mode de fructification des espèces de ce genre, qu'il serait particulièrement intéressant de connaître pour s'assurer si ce sont bien réellement des Fougères, et non des Cycadinées à frondes filicoïdes, demeure énigmatique. Cependant M. Grand'Eury a récolté à Saint-Étienne une penne d'*Od. lingulata* qui paraît bien être une penne fer-

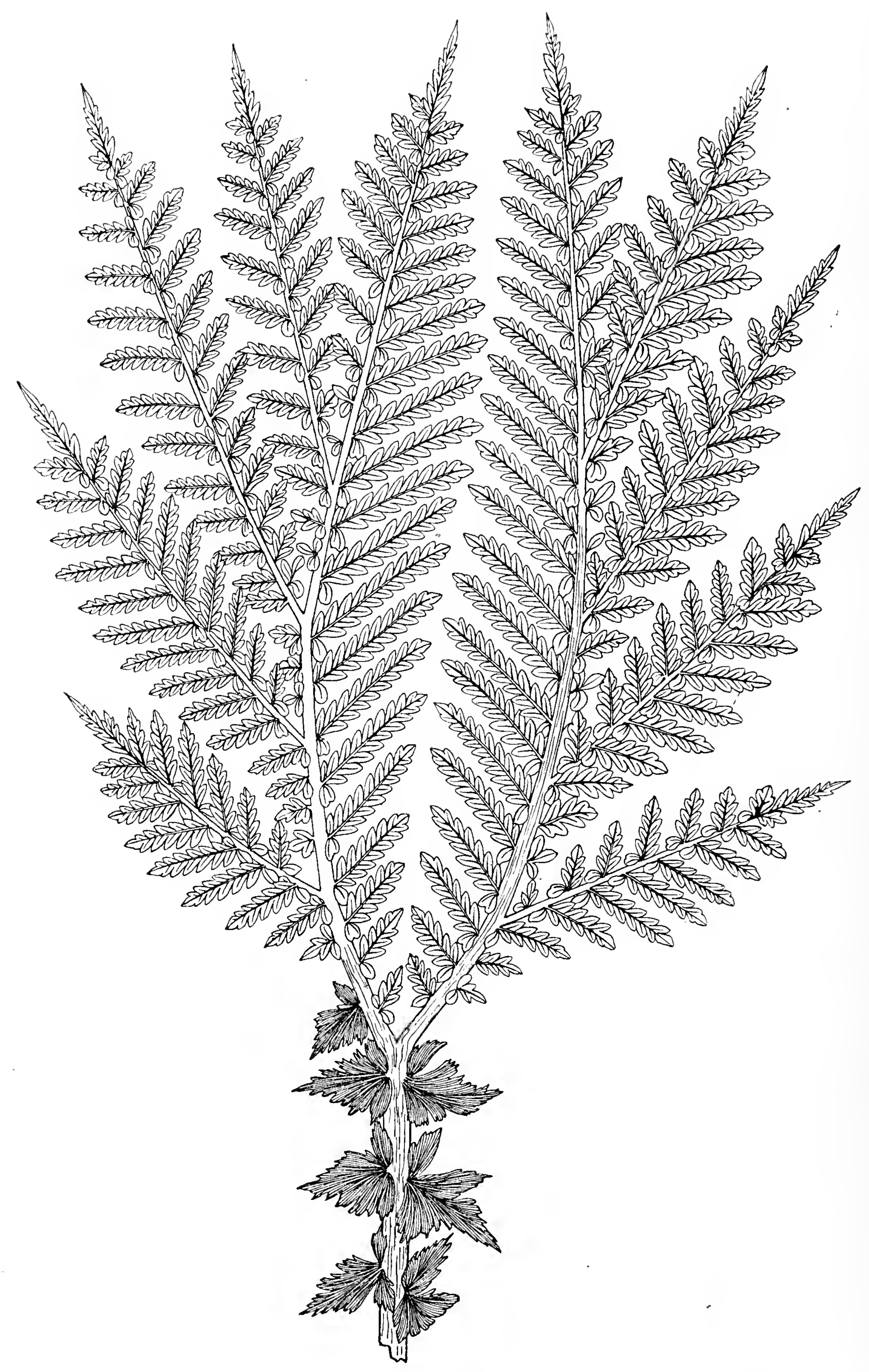


Fig. 73. — *Odontopteris minor* Brongniart, du Stéphanien. Portion de fronde, réduite à 1/3 de grandeur naturelle (d'après des échantillons des mines de Blanzy).

tile (1) : les pinnules des deux côtés du rachis sont repliées les unes contre les autres et chacune de leurs nervures porte à son extrémité une sorte de capsule à quatre côtes longitudinales cannelées transversalement (fig. 74), donnant l'impression d'un synangium analogue à ceux des *Marattia*, mais qui aurait quatre rangées de sporanges au lieu de deux. Il est malheureusement impossible d'arriver à une certitude quant à l'interprétation de cet échantillon, dont on peut toutefois tirer une assez sérieuse présomption dans le sens de l'attribution des *Odontopteris* aux Fougères.

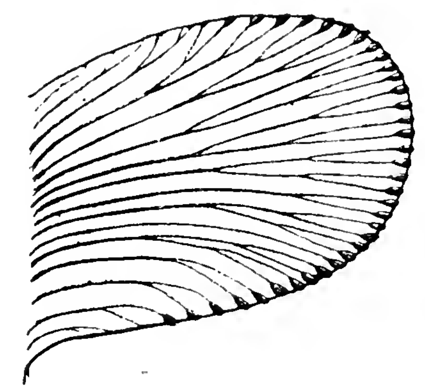


Fig. 74. — *Odontopteris lingulata* Gœppert (sp.), du Stéphanien. Pinnule fertile, grossie 4 fois (d'après Grand'Eury).

Genre *Ctenopteris* Brongniart. — Ce genre, propre à la flore rhétienne et jurassique, offre des frondes bipinnées, à pennes latérales décurrentes sur le rachis comme celles des *Callipteris*, à pinnules entières légèrement arquées en avant, à nervures naissant toutes du rachis, à limbe généralement coriace.

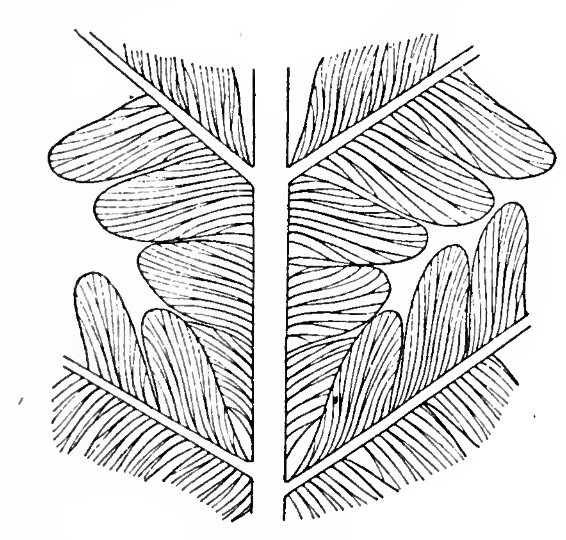


Fig. 75. — *Ctenopteris cycadea* Brongniart (sp.), du Rhétien. Portion de fronde, réduite aux 2/3 de grand. nat. (d'après Staub).

L'espèce la plus répandue est le *Cten. cycadea* Brongniart (sp.) (fig. 75), du Rhétien.

On n'en a pas observé d'échantillons fertiles, et l'on s'est demandé s'il ne s'agissait pas là de frondes de Cycadinées plutôt que de Fougères.

Genre *Dichopteris* Zigno. — Frondes bipinnées, parfois

---

(1) Grand'Eury *a*.

bifurquées, à pinnules légèrement contractées à la base, ogivales au sommet, à nervures naissant toutes du rachis sans nervure médiane, à limbe coriace. Pennes latérales non décurrentes sur le rachis.

Le baron de Zigno (1) dit avoir observé sur des échantillons de ce genre, qui appartient à la flore jurassique, des sporanges annelés, munis d'un anneau complet, couvrant toute la surface inférieure des pinnules.

Névroptéridées.

Le groupe des Névroptéridées, auquel se rapporteraient, par exemple, dans la flore actuelle, le *Trichomanes reniforme* comme type de foliole à nervation rayonnante sans nervure médiane, l'*Osmunda regalis*, l'*Aneimia mexicana*, comme types de folioles ayant une nervure médiane, comprend un nombre important de formes de la flore paléozoïque, dont je ne mentionnerai que les plus remarquables, en commençant par celles où il n'y a pas de nervure médiane.

Genre *Adiantites* Gœppert. — Ce genre, qui se montre dans le Dévonien et ne dépasse guère le Westphalien, ayant dans le Culm son développement principal, est caractérisé par des pinnules entières, contractées en coin à la base, à contour ovale ou triangulaire, en général peu serrées, formant, par leur réunion le long des rachis de divers ordres, des frondes tri- ou quadripinnées. Les nervures rayonnent à partir du point d'attache (fig. 76) ; il y a cependant quelquefois un indice de nervure médiane.

Aucun échantillon fertile n'a été rencontré.

(1) Zigno *a*.

Genre *Archæopteris* Dawson. — Frondes bi- ou tripinnées, à pinnules ovales, rétrécies vers leur base, insérées obliquement sur les rachis, toutes égales et formant des pennes à bords parallèles ; nervures rayonnant de la base d'attache. Ce genre, principalement dévonien, se montre

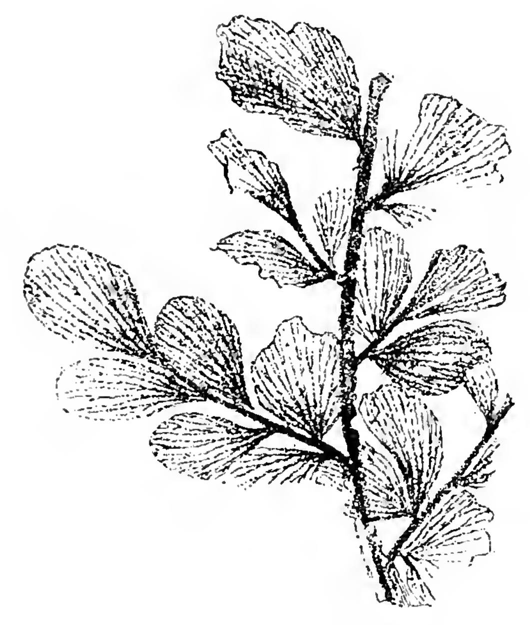


Fig. 76. — *Adiantites tenuifolius* Gœppert, du Culm. Fragment de fronde, grand. nat. (d'après Stur).



Fig. 77. — *Archæopteris hibernica* Forbes (sp.), du Dévonien supérieur. Portion de penne, stérile à la base, puis fertile ; grand. nat. (d'après Schimper).

encore dans le Culm, mais ne passe pas dans le Westphalien.

L'espèce type du genre, l'*Arch. hibernica* Forbes (sp.), du Dévonien supérieur, a été trouvée fructifiée, les segments fertiles réduits à un axe nu, sur lequel s'attachent des capsules bisériées (fig. 77), qui paraissent devoir être considérées comme des sporanges coriaces, comparables à ceux des Marattiacées ; à la base d'une fronde de la même espèce, M. Kidston a observé (1) une paire d'expansions stipulaires assimilables à celles qu'on observe à la même place chez les *Angiopteris* et les *Marattia*, et dont la présence vient à l'appui de l'attribution aux Marattiacées.

---

(1) Kidston *d*.

Genre *Rhacopteris* Schimper. — Ce genre est caractérisé par ses frondes simplement pinnées, parfois bifurquées, à pinnules trapézoïdales ou rhomboïdales, en coin à la base, plus ou moins profondément lobées, à nervation rayonnante. Il se montre dans le Culm et dans le Houiller, sans être très abondant à aucun niveau. Il offre cet intérêt, que l'une des espèces du Culm, le *Rh. paniculifera* Stur, a été trouvée fructifiée, le rachis se terminant par une ramification dichotome, dont les dernières branches portent des bouquets de sporanges globuleux (fig. 78), que Stur a, comme il a été dit plus haut, rapprochés de ceux des *Botrychium;* mais il n'est rien moins que certain que ce rapprochement soit fondé.

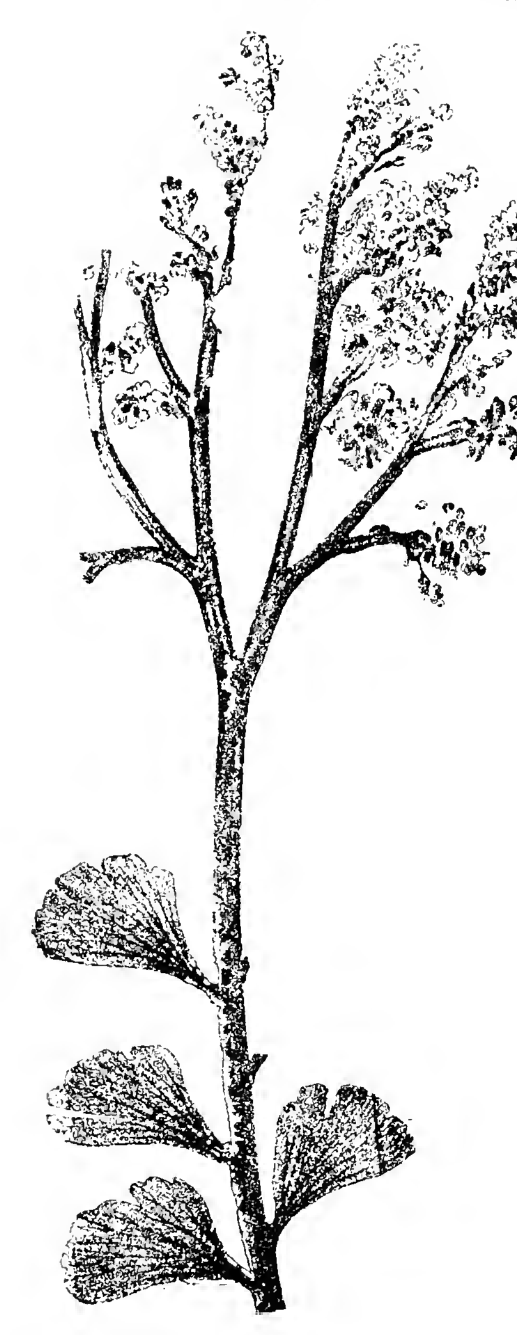


Fig. 78. — *Rhacopteris paniculifera* Stur, du Culm. Partie supérieure d'une fronde fertile, réduite aux 2/3 de grand. nat. (d'après Stur).

Genre *Cardiopteris* Schimper. — Frondes simplement pinnées, à pinnules orbiculaires ou ovales, souvent d'assez grande taille, plus ou moins contractées en cœur, attachées au rachis par une portion réduite de leur base, à nervures rayonnantes.

Ce genre, dont on ne connaît pas de spécimens fertiles, est propre à la flore du Culm.

Genre *Nevropteris* Brongniart. — Le genre *Nevropteris*, qui va du Dévonien jusque dans le Permien et se montre surtout développé dans le Westphalien, est caractérisé par des pin-

nules en cœur à la base, à bords parallèles, plus rarement convergents, à sommet arrondi, ou quelquefois aigu, munies d'une nervure médiane nette et de nervures secondaires nombreuses, arquées, plusieurs fois bifurquées (fig. 18).

Les *Nevropteris* avaient des frondes de grande taille, le plus souvent tripinnées, comparables comme port à celles des *Alethopteris* et des *Odontopteris*, à rachis souvent bifurqués, et garnis, du moins chez certaines espèces, au-dessous des ramifications extrêmes portant les pennes feuillées, de grandes pinnules orbiculaires ou réniformes, à contour entier, à nervation rayonnante (*Cyclopteris*), irréguliè-

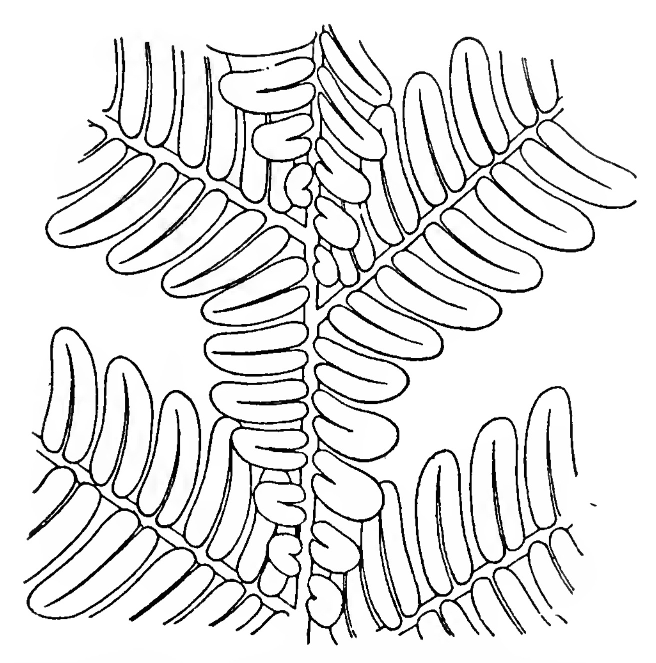


Fig. 79. — *Nevropteris gigantea* Sternberg, du Westphalien. Portion de penne primaire, réduite aux 2/5 de grand. nat. (d'après Potonié).

rement réparties. Des fragments de rachis silicifiés portant des pinnules de *Nevropteris* ont été reconnus par M. Renault pour des ramifications des gros pétioles désignés sous le nom de *Myeloxylon*.

Parmi les très nombreuses espèces de ce genre, je citerai seulement deux types principaux : le *Nevr. gigantea* Sternberg, du Westphalien, à pinnules décroissant peu à peu vers l'extrémité des pennes, à rachis garni, entre les pennes qui s'en détachent, de pinnules semblables à celles de ces dernières, comme si la fronde était formée des ramifications successives et répétées d'un axe garni toujours des mêmes

pinnules (fig. 79); le *Nevr. heterophylla* Brongniart (fig. 18),

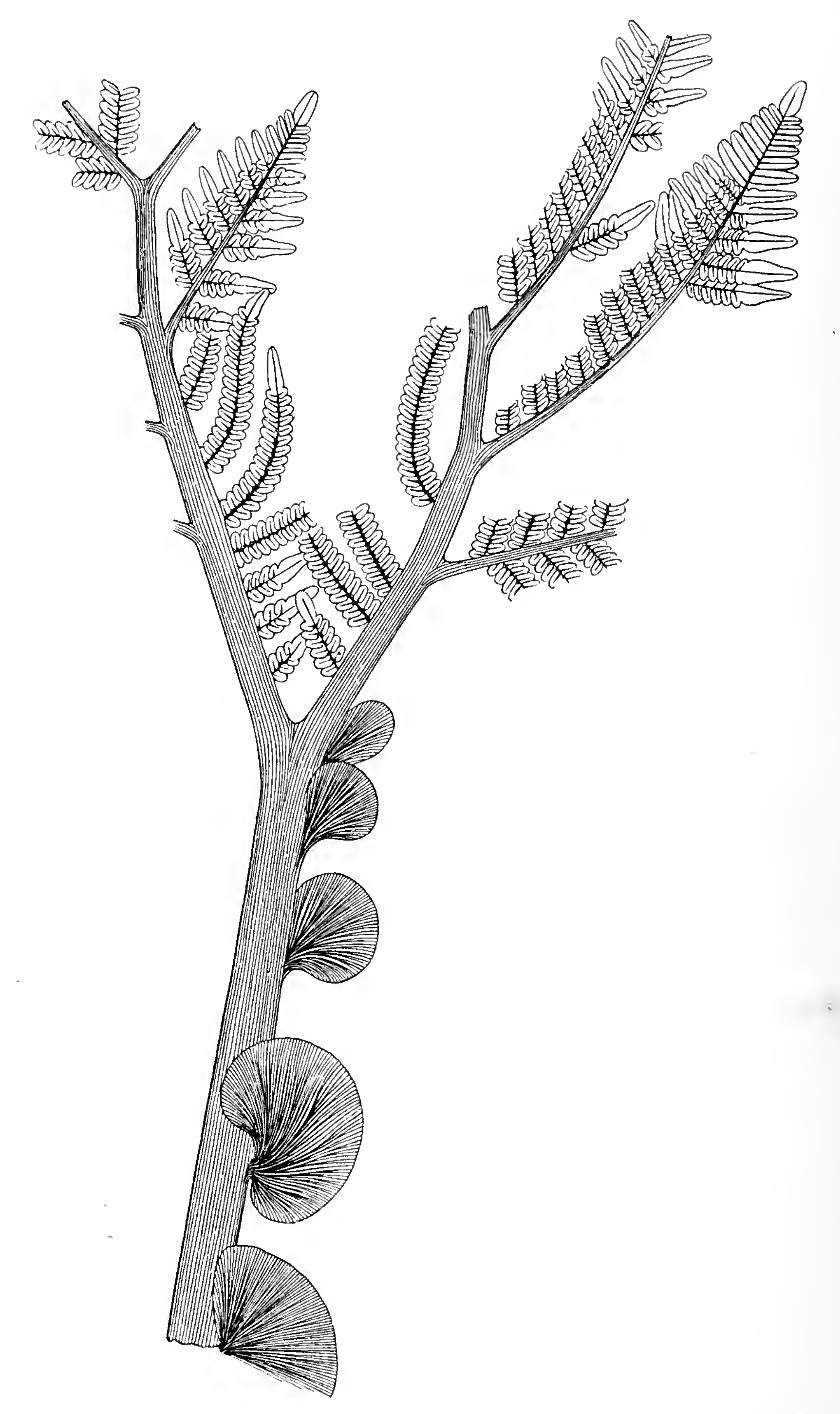


Fig. 80. — *Nevropt. heterophylla* Brongniart, du Westphalien. Portion de fronde, réduite aux 2/7 de grand. nat. (d'après Rœhl, et légèrement complété d'après des échantillons du bassin de Valenciennes).

du même niveau, et autres espèces affines, à pinnule ter-

minale plus grande que toutes les autres, à pinnules se soudant au voisinage des bords de la fronde en grandes pennes simples succédant aux pennes simplement pinnées, à ramifications souvent dyssymétriques d'un côté à l'autre du rachis, par suite des bifurcations de celui-ci, les pennes comprises dans l'angle interne étant moins développées et moins divisées que celles du bord externe, enfin à rachis restant nu entre les pennes feuillées, mais souvent garni au-dessous d'elles de grandes folioles cycloptéroïdes (fig. 80). Parmi les espèces affines au *Nevr. heterophylla*, je mentionnerai le *Nevr. rarinervis* Bunbury, à très petites pinnules parcourues par de fortes nervures, peu nombreuses et très arquées, intéressant par son cantonnement dans le Westphalien supérieur, dont il constitue l'une des formes les plus caractéristiques.



Fig. 81. — *Nevropt. heterophylla* Brongniart. Fragments de pennes fertiles; grand. nat. (d'après Kidston).

Le *Nevr. heterophylla* est la seule espèce du genre sur laquelle on ait observé des indices de fructification, un échantillon, malheureusement fort incomplet, ayant offert à M. Kidston (1) des fragments de pennes dont les rachis montrent à leur base une ou deux pinnules stériles et se divisent ensuite en branches dichotomes portant chacune à son sommet un corps quadrilobé (fig. 81), dont on n'a pu discerner s'il représente une sorte de synangium à quatre spo-

(1) Kidston c.

ranges, ou un involucre quadrivalve ayant renfermé les organes reproducteurs. La rareté, ou pour mieux dire l'absence de spécimens fructifiés reconnaissables s'expliquerait dès lors, pour le genre *Nevropteris*, comme pour plusieurs autres sans doute, par l'impossibilité presque constante de rattacher aux formes connues à l'état stérile les pennes fertiles ainsi dépourvues de limbe.

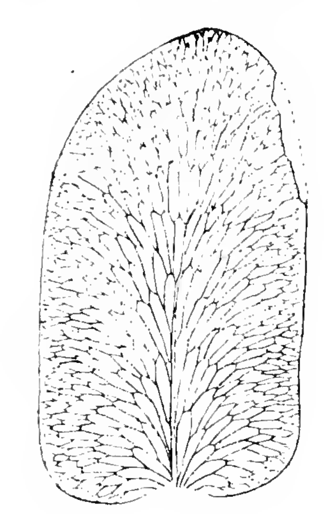


Fig. 82. — *Linopteris obliqua* Bunbury (sp.), du Westphalien supérieur. Pinnule détachée, grossie 2 fois.

Genre *Linopteris* Presl (*Dictyopteris* Gutbier, *non* Lamouroux). — Ce genre ne diffère du précédent que par l'anastomose des nervures secondaires en un réseau régulier (fig. 82). On y rencontre, d'ailleurs, au point de vue de la constitution des frondes, les deux mêmes types que chez les *Nevropteris*, le *Lin. Brongniarti* Gutbier (sp.) correspondant au *Nevr. gigantea*, et le *Lin. Germari* Giebel (sp.) au *Nevr. heterophylla*. Il faut vraisemblablement rapporter à ce *Lin. Germari*, répandu dans le Stéphanien et le Permien, des pinnules fertiles, à

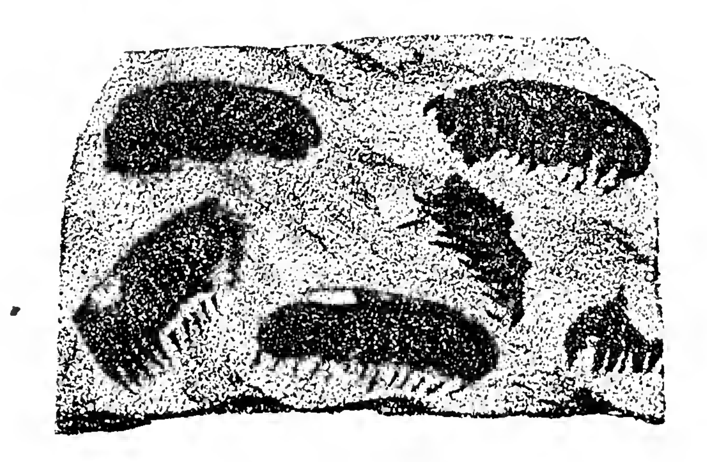


Fig. 83. — *Linopteris Germari* Giebel (sp.), du Stéphanien. Pinnules fertiles, grand. nat.

limbe trop épais pour qu'on puisse en discerner la nervation, mais dont l'association constante, l'identité de taille et de forme avec les pinnules stériles de cette espèce ne per-

mettent guère de douter qu'elles lui appartiennent (1) : elles portent à leur face inférieure de longues capsules pendantes, disposées en deux séries de part et d'autre de la nervure médiane, probablement groupées en synangium (fig. 83), et paraissent offrir les caractères du genre *Scolecopteris ;* on aurait donc affaire là à une Marattiacée.

Les *Linopteris* apparaissent dans le Westphalien supérieur, et ne dépassent pas le Permien.

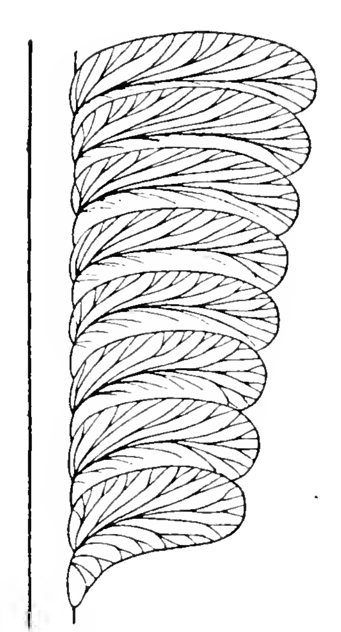


Fig. 84. — *Nevropteridium imbricatum* Schimper et Mougeot (sp.), du Trias inférieur. Base d'une fronde, légèrement grossie (d'après Schimper et Mougeot).

Genre *Nevropteridium* Schimper. — Ce genre, rencontré seulement dans le Permotrias de l'Inde et de l'Amérique du Sud et dans le Trias inférieur de l'Europe, diffère du genre *Nevropteris* par ses frondes simplement pinnées, par ses pinnules à nervure médiane décurrente vers le bas, à base généralement dyssymétrique (fig. 84).

Il est plus que probable que les échantillons du Grès bigarré décrits sous le nom générique de *Crematopteris* (2) représentent des frondes fertiles de *Nevropteridium*, à pinnules contractées, entièrement chargées, ou peu s'en faut, de fructifications ; les *Nevropteridium* auraient été en ce cas très analogues, tout au moins comme port, à certains *Lomaria*.

Ténioptéridées.

Le genre *Tæniopteris* Brongniart, établi sur les Fougères fossiles à limbe rubané, muni d'une nervure médiane nette,

(1) Zeiller *i, k*.
(2) Schimper et Mougeot *a*.

émettant des nervures secondaires assez étalées (fig. 19), comprend aussi bien des espèces à frondes simples que des espèces à frondes une ou plusieurs fois pinnées. On l'a signalé en Amérique dans le Carbonifère inférieur, mais en Europe on n'en connaît de représentants bien nets qu'à partir du milieu ou même du sommet du Stéphanien; il se continue de là dans le Permien et se montre surtout assez développé dans la flore secondaire.

Certains échantillons fructifiés ont pu, ainsi qu'il a déjà été dit, être rapportés à des genres de Marattiacées encore vivants, *Marattia* ou *Danæa*, ou rapprochés de ce dernier genre, comme les *Danæopsis* triasiques; mais aucune des espèces paléozoïques n'a encore été rencontrée à l'état fertile, et l'on peut se demander, pour une partie au moins d'entre elles, comme pour plus d'une espèce de la flore secondaire, s'il ne faudrait pas, malgré leur ressemblance avec les formes reconnues pour des *Marattia* ou des *Danæa*, voir en elles des frondes de Cycadinées plus ou moins analogues à celles des *Stangeria*, plutôt que des Fougères; leur attribution demeure ainsi quelque peu douteuse.

On a distingué sous un nom générique particulier, celui de *Macrotæniopteris* Schimper, les espèces à frondes simples de grandes dimensions, mais il est à peu près impossible d'établir entre les *Tæniopteris* et les *Macrotæniopteris* une démarcation un peu nette.

En outre de ces deux genres, les Ténioptéridées comprennent quelques formes paléozoïques répandues surtout en Amérique, et dont il convient de mentionner tout au moins les plus anciennes, constituant le genre *Megalopteris* Dawson. Ce genre, représenté dans le Dévonien moyen du Canada et dans le Carbonifère inférieur des États-Unis, est caractérisé par des frondes simplement pinnées, à pennes décurrentes le long du rachis, à nervation presque névroptéroïde, les nervures latérales étant fortement dressées, arquées, et

plusieurs fois bifurquées (fig. 85). Il semble se lier, d'une part, aux *Tæniopteris*, et d'autre part, par l'intermédiaire

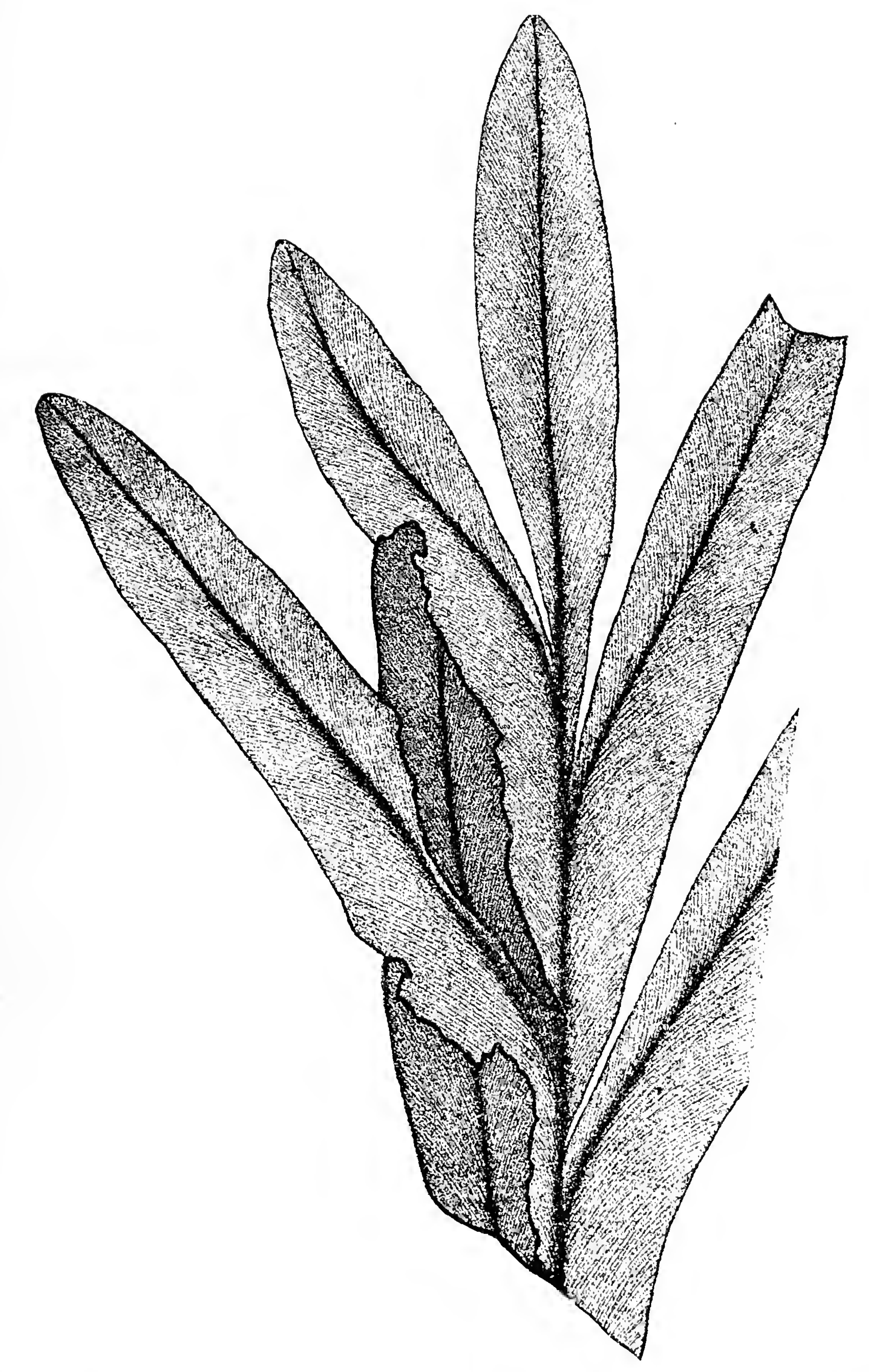


Fig. 85. — *Megalopteris Hartti* Andrews, du Culm de l'Ohio. Fragment de fronde réduit aux 9/10 de grand. nat. (d'après Andrews).

d'espèces à pennes plus réduites, aux *Alethopteris;* peut-être faudrait-il voir en lui la souche commune des uns et des

autres (1), mais il est difficile de rien avancer à cet égard, ne connaissant que des frondes stériles.

Il faut également rapprocher des *Megalopteris* le genre *Lesleya* Lesquereux, qui offre le même type de nervation, mais avec des frondes simples, plus ou moins rétrécies vers leur base; trouvé d'abord dans le Carbonifère inférieur des États-Unis, il se montre çà et là à travers le Houiller et jusque dans le Permien. On n'en a pas non plus rencontré de spécimens fertiles.

Dictyoptéridées.

On peut distinguer deux groupes dans les Dictyoptéridées : le premier, auquel se rattacheraient les trois genres à nervation aréolée déjà énumérés, *Weichselia, Lonchopteris* et *Linopteris*, comprenant les formes à nervures toutes de même valeur, s'anastomosant en un réseau à mailles uniformes; le second, comprenant les formes à réseau complexe, résultant de l'anastomose de nervures d'ordre différent et d'importance inégale, comme cela a lieu, par exemple, parmi les Fougères actuelles, chez les *Polypodium* du sous-genre *Phymatodes*.

Outre les trois genres du premier groupe déjà cités, j'en mentionnerai trois autres, dont les deux premiers, *Glossopteris* et *Gangamopteris*, caractérisent la flore permocarbonifère de la plus grande partie de l'hémisphère austral, ou plus exactement du Sud de l'Afrique, de la région australo-indienne et de l'Amérique du Sud, cette flore différant en même temps de celle qui peuplait à la même époque l'Europe et l'Amérique du Nord par l'absence de la plupart des types habituels de celle-ci. Je reviendrai d'ailleurs plus loin sur ces différences de flore, me bornant pour le moment à la simple indication du cantonnement de ces deux types génériques.

(1) White *a*.

Genre *Glossopteris* Brongniart. — Frondes simples, de taille médiocre, à contour entier, spatulé ou ovale-linéaire, graduellement rétrécies vers le bas, à nervure médiane nette, à nervures secondaires obliques, arquées, anastomosées en réseau à mailles allongées (fig. 86).

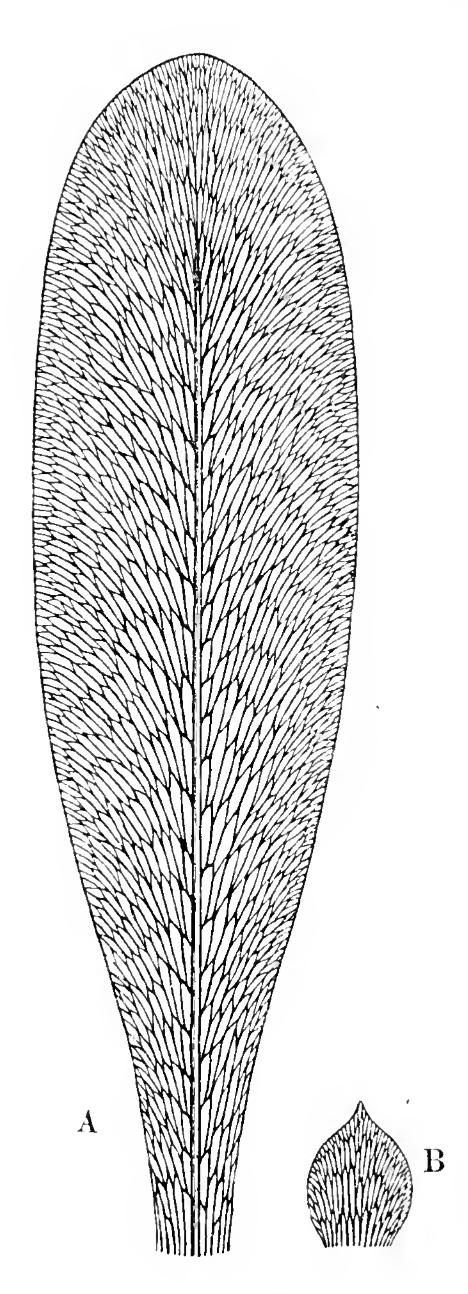


Fig. 86. — *Glossopteris Browniana* Brongniart, du Permotrias du Transvaal. A, fronde normale; B, fronde écailleuse; grand. nat.

Ces frondes étaient portées par des rhizomes marqués de sillons longitudinaux plus ou moins profonds, coupés çà et là par des plis transversaux correspondant aux insertions des frondes (fig. 87); ils étaient en outre munis de petites feuilles écailleuses (fig. 86 B), offrant la même nervation que les frondes normales, sauf l'absence parfois complète

de nervure médiane (1). Ces rhizomes, dont l'interprétation est demeurée longtemps énigmatique, sont connus sous le nom générique de *Vertebraria* Royle.

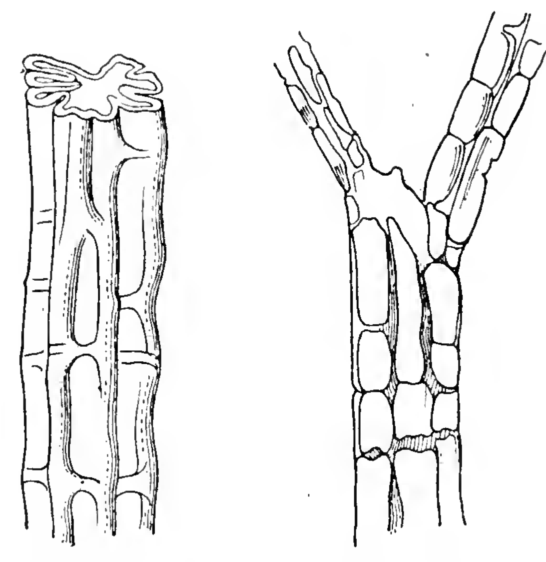


Fig. 87. — *Vertebraria indica* Royle, du Permotrias de l'Inde. Fragments de rhizomes, réduits aux 3/4 de grand. nat. (d'après Oldham).

Il semble, d'après certains échantillons, malheureusement incomplets et mal conservés (2), que les *Glossopteris* avaient des sores arrondis ou ovales, disposés en deux ou plusieurs séries longitudinales de part et d'autre de la nervure médiane, comme ceux des *Polypodium*, mais on ignore la constitution des sporanges.

Le genre *Glossopteris* apparaît pour la première fois dans le Houiller d'Australie ; il se montre abondant et varié dans le Permotrias de la région définie un peu plus haut, et ne semble pas dépasser le Rhétien ; il paraît s'être introduit en Europe vers la fin de l'époque permienne, ayant été observé dans la Russie septentrionale dans des dépôts de cet âge, mais ne pas y avoir persisté (3).

Genre *Gangamopteris* M'Coy. — Frondes simples, entières, faiblement rétrécies à la base, dépourvues de nervure médiane, l'axe de la fronde étant occupé seulement par des nervures parallèles, souvent un peu plus serrées, anastomosées çà et là ; nervures latérales arquées, anastomosées en un réseau à longues mailles (fig. 88).

Ce genre, dont on n'a jamais observé de spécimens fertiles,

(1) Zeiller *q*.

(2) O. Feistmantel *a* ; Zeiller *q*.

(3) Amalitzky *a* ; Zeiller *x*.

se montre cantonné dans la même aire géographique que le genre *Glossopteris;* mais il paraît avoir eu une durée plus limitée, ne se rencontrant guère au-dessous du sommet du Houiller et devenant tout au moins rare dans le Trias. Il a été également signalé dans le Permien supérieur de la Russie septentrionale.

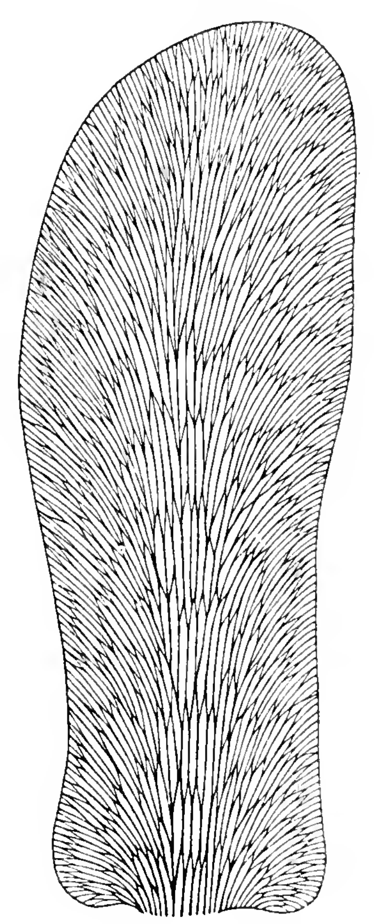


Fig. 88. — *Gangamopteris cyclopteroides* O. Feistmantel, du Permotrias de l'Inde. Fronde de taille moyenne, réduite à 1/2 grand. nat. (d'après Feistmantel).

Genre *Ctenis* Lindley et Hutton. — Frondes simplement pinnées, à pennes latérales entières, attachées par toute leur base, graduellement rétrécies de la base au sommet, parcourues par des nervures parallèles s'anastomosant en un réseau à mailles allongées.

Ce genre, propre à la flore jurassique, semblait, à certains égards, susceptible d'être rapporté plutôt aux Cycadinées qu'aux Fougères ; mais M. Raciborski en a observé des spécimens fertiles (1), à pennes couvertes sur leur face inférieure, soit en totalité, soit dans leur moitié la plus éloignée du rachis, de sores globuleux. La constitution des sporanges n'a pu être observée, mais l'attribution aux Fougères n'en est pas moins définitivement confirmée.

Du second groupe de Dictyoptéridées, je mentionnerai seulement les deux genres suivants, comme étant parmi les plus importants.

Genre *Clathropteris* Brongniart. — Frondes profondément palmatifides, formées de pennes à bord denté, affectant une disposition pédalée, plus ou moins largement soudées entre

(1) Raciborski *d*.

elles à leur base (fig. 89). Nervure médiane de chaque penne émettant de fortes nervures latérales assez étalées, aboutissant au sommet des dents, et réunies les unes aux autres

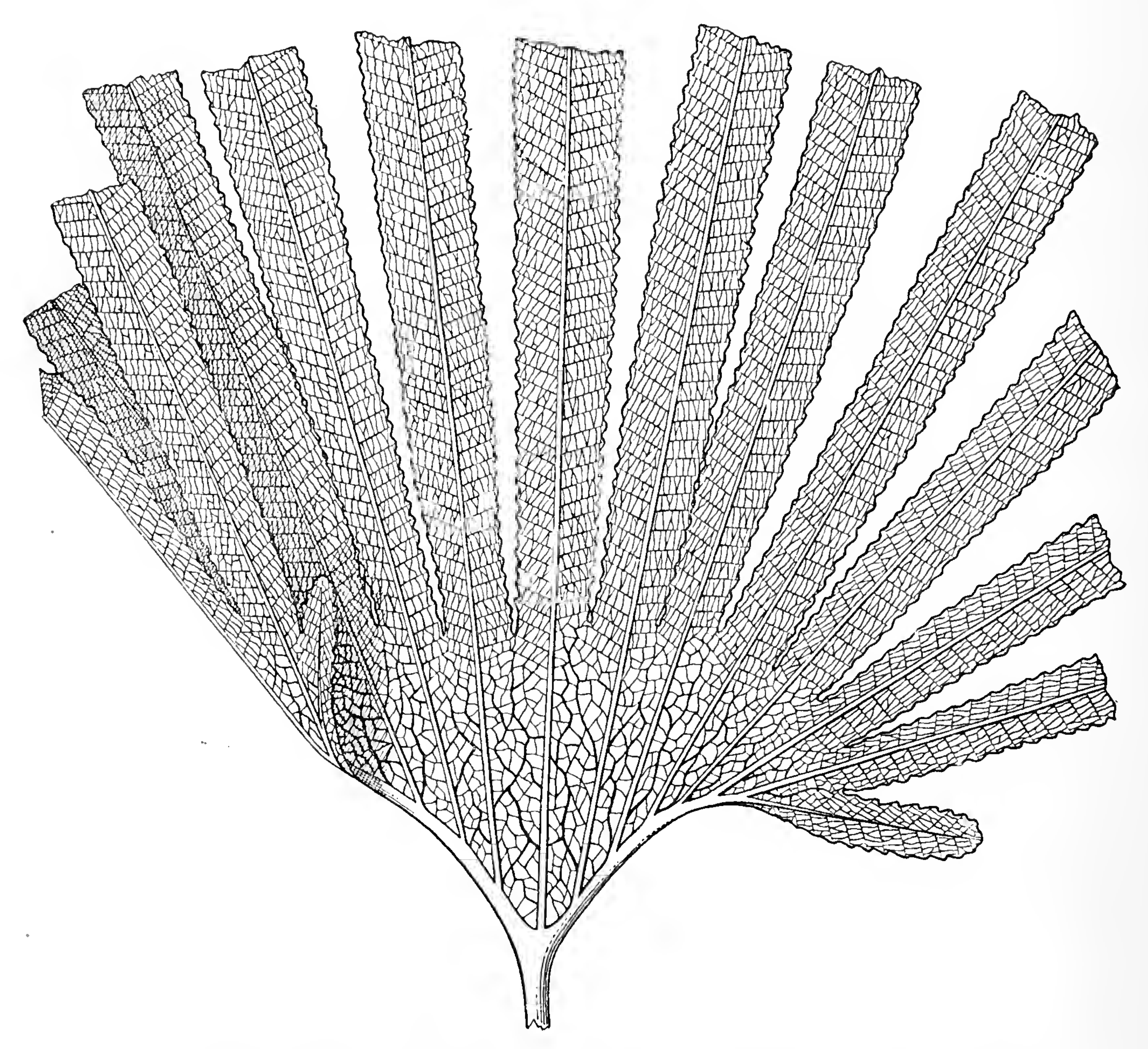


Fig. 89. — *Clathropteris platyphylla* Gœppert, du Rhétien. Fronde réduite à 1/6 environ de grand. nat. (d'après un échantillon du Tonkin).

par des nervures droites ou faiblement sinueuses, formant un réseau à mailles rectangulaires subdivisées elles-mêmes en aréoles polygonales moins accentuées (fig. 90 A). Sporanges annelés, réunis en sores ponctiformes peu fournis, mais très nombreux et irrégulièrement répartis (fig. 90 B).

Les *Clathropteris* rappellent singulièrement, par leur port et par leur fructification, les *Dipteris* actuels, et semblent, pour autant qu'on a pu observer leurs sporanges, appartenir aux Polypodiacées. Ils se montrent dans le Trias supé-

rieur et ne paraissent pas dépasser le Lias moyen. Le *Clathr. platyphylla* Gœppert s'observe en abondance dans le Rhé-

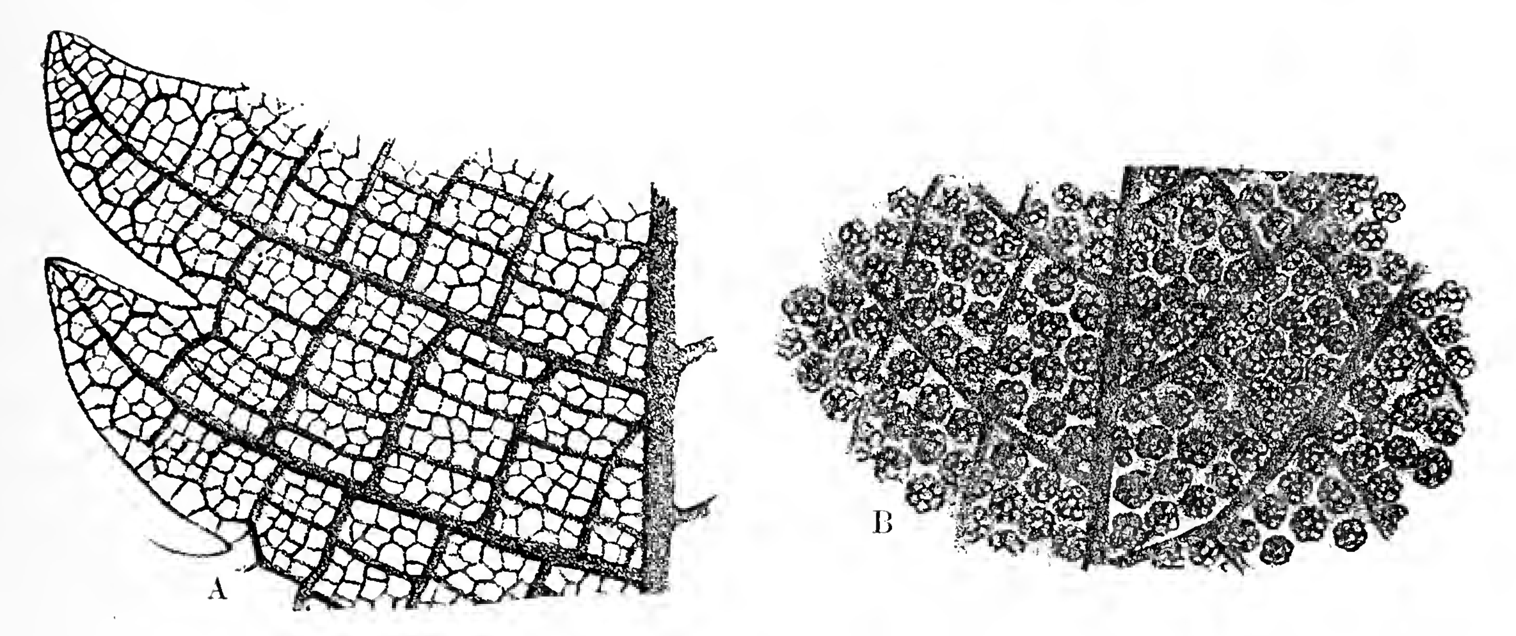


Fig. 90. — *Clathr. platyphylla* Gœppert. A, portion de penne, grossie environ 2 fois et demie ; B, portion de fronde fertile, grossie (d'après Schenk).

tien sur tous les points du globe où l'on a reconnu cette formation.

Genre *Dictyophyllum* Lindley et Hutton. — Frondes palmées ou pédalées, comme celles du genre précédent, mais à pennes profondément pinnatifides, à pinnules plus ou moins obliques, soudées entre elles à leur base, peu à peu rétrécies vers le sommet, munies d'une nervure médiane nette, à nervures secondaires anastomosées en un réseau à grandes mailles polygonales subdivisées elles-mêmes en un réseau plus fin (fig. 20 et 91). Sporanges annelés, réunis en sores ponctiformes peu fournis, mais très nombreux.

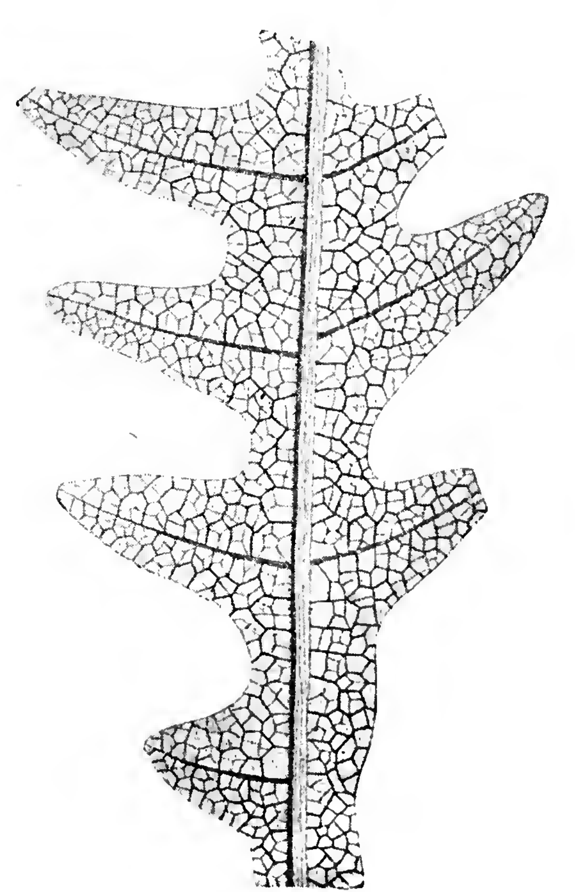


Fig. 91. — *Dictyophyllum Nilssoni* Brongniart (sp.), du Rhétien. Portion de penne, réduite aux 3/4 de grand. nat. (d'après Nathorst).

Le genre *Dictyophyllum*, qui semble, comme le précédent,

devoir appartenir aux Polypodiacées, commence dans le Rhétien et se suit, à travers le Jurassique, jusque dans l'Infracrétacé.

TIGES ET PÉTIOLES

En dehors des frondes, dont il a été question dans les pages qui précèdent, on rencontre parfois à l'état fossile, soit en empreintes, soit avec leur structure conservée, des tiges de Fougères, troncs arborescents ou simples rhizomes, ou encore des pétioles, séparés les uns comme les autres des frondes qu'ils ont portées, et pour lesquels il a fallu, ne pouvant les raccorder à ces dernières, établir des cadres génériques spéciaux. Je vais en indiquer quelques-uns des types principaux, en commençant par ceux dont l'attribution aux Fougères ne fait pas question, et en mentionnant ensuite ceux qui présentent des affinités à la fois avec les Cycadinées et avec les Fougères, et pour l'ensemble desquels M. Potonié a proposé le nom de Cycadofilicinées.

Des tiges arborescentes de Fougères ont été observées dans le Dévonien moyen et supérieur de l'Amérique du Nord ; elles sont assez imparfaitement conservées, mais paraissent très analogues à celles, beaucoup mieux connues, de la formation permocarbonifère ; celles-ci ont, d'ailleurs, ainsi qu'il va être dit, donné lieu à l'établissement de plusieurs genres, suivant leur mode de conservation.

Le genre *Psaronius* Cotta comprend les tiges à structure conservée, composées d'un cylindre ligneux central entouré d'une zone corticale parenchymateuse plus ou moins épaisse, dans laquelle descendent de nombreuses racines à axe ligneux présentant en section la forme d'une étoile à cinq ou six branches, à écorce externe sclérenchymateuse, à écorce interne parenchymateuse, tantôt continue, tantôt lacuneuse, suivant les espèces, et parcourue parfois par des tubes gommeux. Le cylindre ligneux central est lui-même constitué

par un plus ou moins grand nombre de stèles en forme de bandes aplaties, réparties sur plusieurs cercles concentriques dans un tissu conjonctif parenchymateux, s'anastomosant mutuellement çà et là, et souvent entremêlées, vers la périphérie surtout, de bandes sclérenchymateuses intercalées entre elles et constituant un appareil de soutien; parfois le cylindre ligneux est entouré d'une gaine sclérenchymateuse continue. Les cordons foliaires, en forme de bandes concaves vers le centre, naissent (1) des anastomoses des stèles périphériques, elles-mêmes concaves vers le centre, avec les stèles aplaties qui les avoisinent (fig. 92). Ces stèles sont formées, comme celles des Fougères vivantes, de trachéides scalariformes et munies d'un liber concentrique.

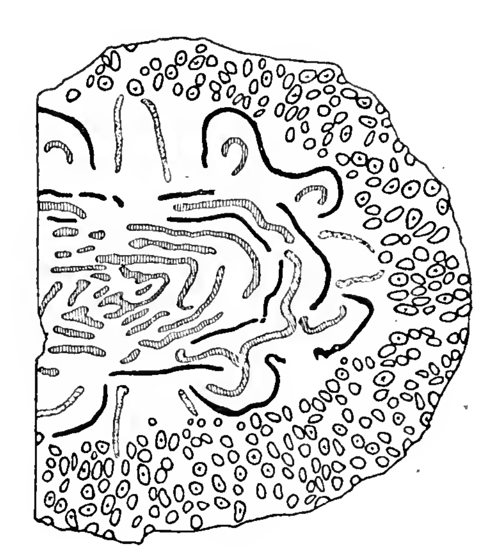


Fig. 92. — *Psaronius Faivrei* Zeiller, du Permien d'Autun. Coupe transversale, réduite aux 2/5 de gr. nat. Les bandes hachurées représentent les stèles caulinaires, les bandes ponctuées les faisceaux foliaires, et les bandes noires les bandes sclérenchymateuses.

Le plus souvent les bandes foliaires sont disposées en plusieurs séries tout autour du cylindre ligneux; dans certaines espèces, à frondes distiques, elles ne forment que deux séries opposées : dans ce cas les stèles du cylindre central sont elles-mêmes disposées en deux groupes diamétralement opposés, correspondant aux intervalles compris entre les deux séries de feuilles; on connaît aussi quelques espèces tétrastiques.

Les *Psaronius*, fréquents dans certains gisements stéphaniens et permiens, avaient été dès 1845 rapportés par Corda aux Marattiacées, à raison de leurs analogies de structure avec les tiges des *Angiopteris*; cette attribution a été con-

(1) Stenzel *a*; Zeiller *k*.

firmée par les relations que M. Grand'Eury a pu constater à Saint-Étienne (1) entre les *Psaronius* et les *Pecopteris* à fructifications d'*Asterotheca* ou de *Scolecopteris*, lesquels représentent les frondes portées par eux. Ces Fougères se distinguent toutefois par la constitution de leurs cordons foliaires, formés d'une bande continue, des Marattiacées actuelles, où le système libéroligneux des pétioles est composé de nombreux cordons indépendants.

Le genre *Caulopteris* Lindley et Hutton comprend ces mêmes tiges à l'état d'empreintes, montrant leur écorce externe avec les cicatrices pétiolaires, tandis que cette écorce externe a presque toujours disparu chez les *Psaronius* à structure conservée : les *Caulopteris* sont caractérisés par de grandes cicatrices ovales, disposées en files longitudinales généralement assez rapprochées, comprenant à leur intérieur une cicatrice concentrique correspondant à la bande libéroligneuse : celle-ci affecte tantôt la forme d'un fer à cheval ouvert par le haut, à extrémités recourbées en dedans, tantôt et plus souvent celle d'une ellipse fermée, accompagnée, au-dessous de l'extrémité supérieure du grand axe, d'une seconde cicatrice en forme de *v* renversé (fig. 93, partie supérieure), cette double cicatrice provenant de la soudure des bords de la bande foliaire. Entre les cicatrices foliaires, l'écorce est parfois creusée de fossettes aérifères semblables à celles des troncs de Fougères actuels.

Le genre *Ptychopteris* Corda a été établi sur les tiges réduites à leur cylindre ligneux central, l'écorce externe et l'anneau de racines ayant disparu : les empreintes de ce nom montrent des cicatrices correspondant à la sortie des bandes foliaires, entourées extérieurement d'une cicatrice elliptique légèrement excentrique, généralement ouverte

(1) GRAND'EURY *a*.

vers le bas, et correspondant à une gaine sclérenchymateuse qui enveloppait en partie la bande libéroligneuse. Les racines qui entouraient le cylindre ligneux central ont

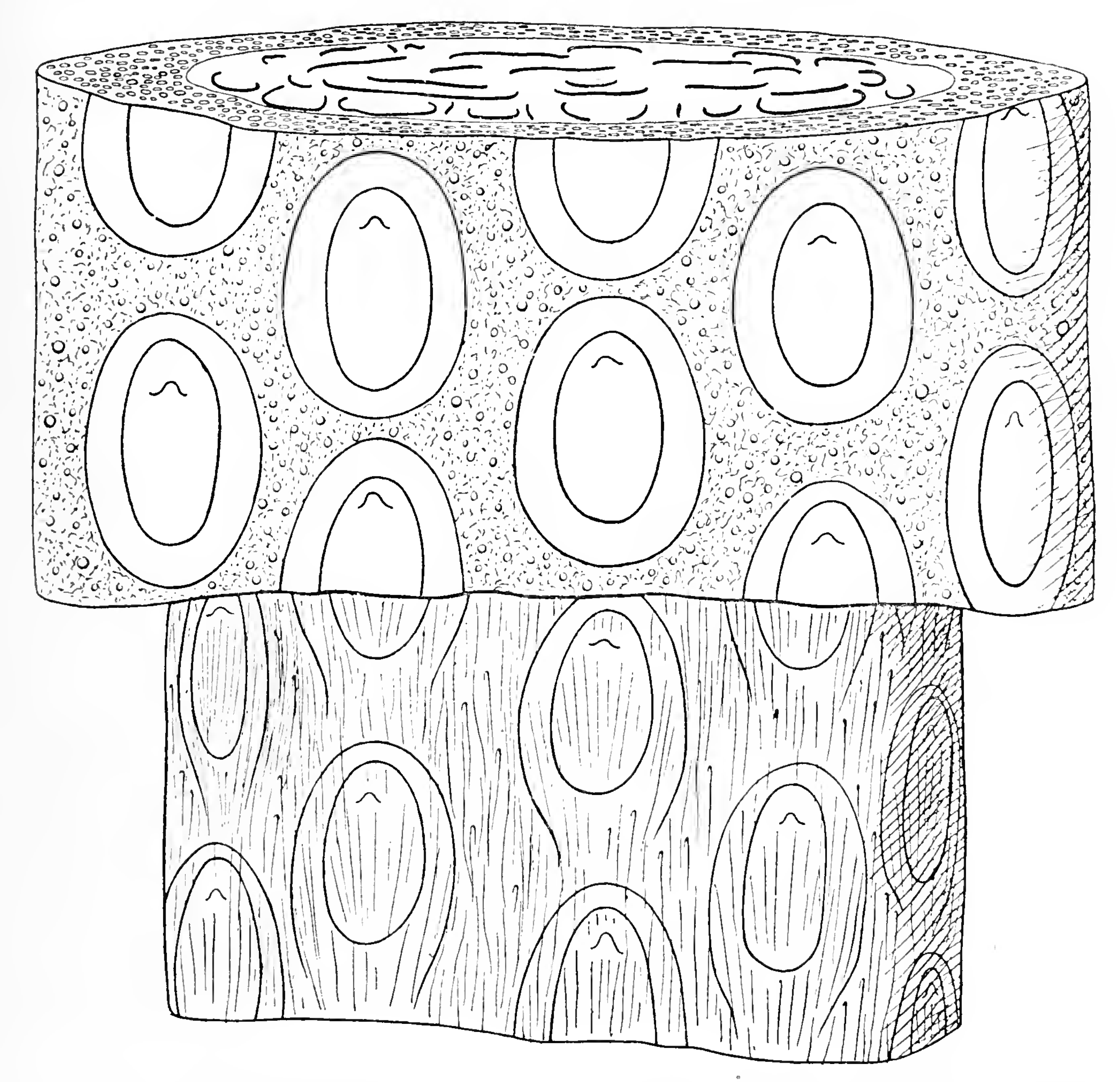


Fig. 93. — Vue schématique d'un tronc de Fougère du terrain houiller, montrant à la partie supérieure l'écorce externe avec les cicatrices pétiolaires (*Caulopteris*) et à la partie inférieure le cylindre ligneux avec les cicatrices correspondant aux faisceaux foliaires et à leurs gaines de sclérenchyme (*Ptychopteris*), réduit à 1/2 grand. nat.

en outre laissé le plus souvent leur empreinte à sa surface sous forme de sillons flexueux irréguliers (fig. 93, partie inférieure).

Certains échantillons ont montré (1) ces deux types, *Cau-*

(1) Zeiller *i*.

lopteris et *Ptychopteris*, encore en place l'un par rapport à l'autre, disposés concentriquement, et séparés par un intervalle correspondant à l'anneau de racines, comme le représente, un peu schématiquement, la figure 93.

Le genre *Megaphyton* Artis comprend les tiges à frondes distiques, auxquelles correspondent certains *Psaronius* : il est caractérisé par des cicatrices disposées suivant deux génératrices diamétralement opposées, et alternant de l'une à l'autre.

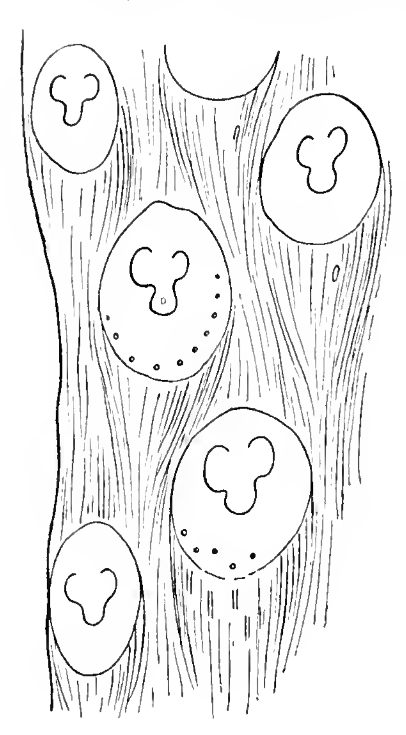


Fig. 94. — *Protopteris punctata* Sternberg, du Cénomanien de Bohême. Portion de tronc, réduite à 1/2 grand. nat. (d'après Corda).

Les *Megaphyton* se montrent déjà vers le milieu du Westphalien, pour se continuer jusque dans le Permien, tandis que les *Caulopteris* typiques n'apparaissent que dans les couches de passage du Westphalien au Stéphanien.

Dans les couches secondaires, les tiges de Fougères arborescentes sont assez rares : on en connaît quelques-unes dans le Trias inférieur, portant des cicatrices pétiolaires ou des restes de pétioles de taille médiocre, sur lesquelles ont été établis un certain nombre de genres assez imparfaitement délimités et qu'il est inutile de mentionner.

Dans le Jurassique et le Crétacé on rencontre parfois des tiges à cicatrices pétiolaires ovales ou arrondies, montrant une cicatrice vasculaire en forme de fer à cheval étranglé vers le milieu et comme trilobé ; ces tiges, désignées sous le nom générique de *Protopteris* Sternberg (fig. 94), ressemblent de tout point, aussi bien comme structure interne (1) qu'extérieurement, aux tiges arborescentes de *Dicksonia*

(1) Renault *g*.

et ont dû porter quelques-unes des frondes de ce genre qui se montrent dans les mêmes formations.

Enfin, il a déjà été fait mention plus haut de la présence dans le Crétacé de troncs ressemblant, soit par leur structure, soit par les caractères de leurs cicatrices pétiolaires, à ceux des Cyathéacées.

A la suite des tiges arborescentes, il convient de citer un certain nombre de types de tiges de petite taille, appartenant à des Fougères herbacées, et encore entourées de nombreux restes de pétioles, qui ont été trouvées à l'état silicifié à divers niveaux du Culm, du Stéphanien ou du Permien, et ont servi de base à l'établissement de divers genres, fondés sur les caractères tant des faisceaux pétiolaires que de l'axe ligneux central (1) :

Tubicaulis Cotta, à axe libéroligneux en forme de cylindre creux, à faisceaux foliaires à section lunulée, comme ceux des Osmondes, mais tournant leur convexité vers la tige centrale ;

Asterochlæna Corda, à axe libéroligneux formé de plusieurs lames rayonnantes partant d'un centre commun et une ou plusieurs fois bifurquées vers leur extrémité, à faisceaux foliaires tantôt en forme de barre renflée aux deux bouts, tantôt lunulés et orientés soit comme ceux des *Tubicaulis*, soit en sens inverse comme ceux des Osmondes ;

Anachoropteris Corda, à axe libéroligneux massif, en forme de colonne creusée à la périphérie de cannelures profondes, à faisceaux pétiolaires lunulés tournant leur concavité vers la tige ;

Zygopteris Corda, à axe central constitué comme celui des *Anachoropteris*, à faisceaux pétiolaires à section en forme d'H ou de double T ;

Botryopteris Renault, à axe ligneux plein, cylindrique, à

(1) Stenzel *b*.

faisceaux pétiolaires à section en forme d'ω tournant leur concavité vers la tige.

Les caractères des frondes et des fructifications trouvées en rapport avec des pétioles de *Botryopteris* et de *Zygopteris* ont été indiqués plus haut; quant aux autres genres qui viennent d'être cités, on n'a aucun renseignement sur les frondes qui pouvaient leur appartenir.

Quelques fragments de tiges herbacées ou de rhizomes ont été également rencontrés à divers niveaux des formations secondaires ou tertiaires; notamment, dans le Rhétien, des empreintes de rhizomes (1), désignées sous le nom générique de *Rhizomopteris* Schimper, offrant des cicatrices pétiolaires circulaires, avec cicatrice vasculaire en forme de fer à cheval, et paraissant devoir correspondre à des *Dictyophyllum;* dans le Tertiaire, des tiges ou rhizomes d'Osmondes à structure conservée.

Quant aux rachis à structure conservée, trouvés principalement dans les formations paléozoïques, il suffit de mentionner l'existence de plusieurs types spécifiques, compris sous le nom générique de *Rachiopteris* Williamson; quelques-uns d'entre eux correspondent aux *Psaronius* et *Caulopteris*, leur appareil libéroligneux offrant la disposition caractéristique des bandes foliaires qui aboutissent aux cicatrices pétiolaires de ces derniers.

Cycadofilicinées.

Les tiges à structure conservée qui constituent le groupe des Cycadofilicinées se distinguent essentiellement de celles des Fougères actuelles par ce fait, que les stèles dont se compose leur appareil libéroligneux présentent à leur

(1) Nathorst *a*, *b*.

périphérie un bois secondaire plus ou moins épais, à développement centrifuge, tout à fait semblable à un bois de Gymnosperme, muni de rayons médullaires, et formé dans quelques cas de trachéides ponctuées; en outre, chez la plupart des tiges de ce groupe, les stèles sont pourvues d'une moelle centrale plus ou moins développée; enfin chez certaines d'entre elles les pétioles sont parcourus par des cordons libéroligneux à liber collatéral, et non concentrique. Par ces divers caractères, les Cycadofilicinées se rapprocheraient des Cycadinées plutôt que des Fougères, et peut-être faudrait-il voir en elles, sinon des Cycadinées véritables, du moins un groupe intermédiaire, en quelque sorte, entre celles-ci et les Filicinées. Cependant, il ne faut pas oublier que chez presque toutes les Fougères les dernières ramifications des faisceaux ne sont pourvues de liber que sur leur bord externe, que chez les Ophioglossées on rencontre dans le pétiole même des faisceaux libéroligneux collatéraux, qu'enfin chez les *Botrychium* et les *Helminthostachys* il se forme dans la tige un bois secondaire à développement centrifuge. Il serait donc téméraire d'exclure, d'après ces seuls caractères, les Cycadofilicinées des Fougères; mais il faut reconnaître qu'elles constituent tout au moins un groupe à part, sans analogue immédiat dans la flore actuelle. Il ne sera fait mention ici que des principaux types de ce groupe, propre à la flore paléozoïque.

Genre *Cladoxylon* Unger. — Ce genre (1), qui appartient au Culm inférieur, comprend des tiges polystéliques de taille médiocre, dont les stèles se présentent, en coupe transversale, avec des sections en forme d'ellipses plus ou moins allongées, et parfois de bandes aplaties à section sinueuse : ces stèles, dépourvues de moelle, sont formées d'une bande de bois primaire composé de trachéides scalariformes, occupant la

(1) Solms-Laubach *f.*

région centrale, et entourée d'un bois secondaire rayonnant, formé des mêmes éléments, avec des rayons médullaires plus ou moins nombreux.

Sur quelques échantillons, plus jeunes, les stèles sont uniquement composées de bois primaire, et il n'y a alors aucune différence avec une tige de Fougère; sur d'autres, on voit le bois secondaire apparaître en quelques points à la périphérie du bois primaire. Un des échantillons recueillis porte une base de pétiole dont le faisceau libéroligneux affecte la forme d'une barre plate munie sur une de ses faces de deux saillies longitudinales de part et d'autre du milieu, et pourvue d'un liber concentrique; un tel pétiole, trouvé isolé, eût été rapporté sans hésitation aux Fougères.

On n'a aucun renseignement sur la nature des frondes qui correspondaient aux tiges de ce genre *Cladoxylon*, lesquelles ne diffèrent, en somme, du type habituel des tiges de Fougères que par la présence d'un bois secondaire, tous les autres caractères demeurant normaux.

Genre *Heterangium* Corda. — Le genre *Heterangium*, rencontré à divers niveaux depuis le Culm jusqu'au Permien, est établi sur des tiges monostéliques (1), dont l'axe central est formé de bois primaire, composé de trachéides ponctuées à ponctuations plurisériées et de parenchyme conjonctif, présentant à la périphérie un certain nombre de faisceaux collatéraux, en continuité directe avec les faisceaux libéroligneux qui se rendent dans les pétioles. Ces faisceaux périphériques sont constitués comme les faisceaux foliaires des Cycadinées, les éléments trachéens s'y trouvant au voisinage du bord externe, mais à quelque distance de ce bord, et le développement ayant lieu à la fois en direction centrifuge et en direction centripète : du côté interne, ces faisceaux sont formés de trachéides ponctuées, et du côté

(1) Williamson et Scott a_3.

externe de trachéides scalariformes. Sauf cette constitution particulière des faisceaux périphériques, la stèle centrale des *Heterangium* rappelle, comme structure, celle de certaines tiges de Fougères monostéliques, telles que les *Gleichenia;* mais sur les tiges plus âgées, elle s'entoure de lames rayonnantes de bois secondaire (fig. 95), formé de trachéides ponctuées à ponctuations aréolées, ressemblant à celui des Cycadinées. L'écorce est formée, dans sa zone externe, de bandes rayonnantes alternantes, entrecroisées, de parenchyme et de sclérenchyme.

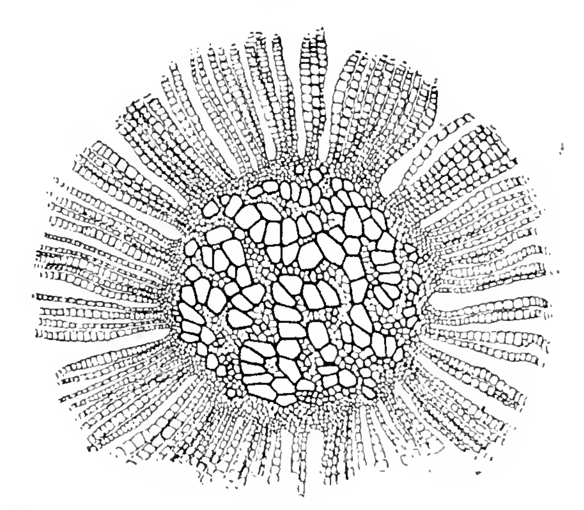


Fig. 95. — *Heterangium Duchartrei* Renault, du Permien d'Autun. Coupe transversale d'une tige, grossie 10 fois (d'après Renault).

Au sortir de la tige, les faisceaux libéroligneux des pétioles, toujours dépourvus de bois secondaire, deviennent concentriques, et les ramifications de ces pétioles portent des folioles très finement découpées, semblables à celles de certains *Sphenopteris*, avec une structure semblable à celle des pinnules de Fougères. Des sporanges annelés ont été trouvés au contact de quelques-unes d'entre elles, mais il paraît fort douteux qu'ils leur appartiennent.

Il est certain en tout cas que les frondes des *Heterangium* offraient, dans la structure de leurs rachis et de leurs pinnules comme dans leur mode de découpure, tous les caractères de frondes de Fougères. On n'a, d'ailleurs, sur aucun échantillon, trouvé la moindre trace d'épis ou autres appareils fructificateurs.

Genre *Lyginopteris* Potonié (*Lyginodendron* Williamson, *non* Gourlie). — Les *Lyginopteris* (1), trouvés dans le Houiller

(1) Potonié *e*.

inférieur, ont, comme les *Heterangium*, une tige monostélique, mais à stèle composée, de même que celle des Osmondes, d'un certain nombre de faisceaux collatéraux répartis à la périphérie d'une moelle centrale (1) ; ces faisceaux sont constitués exactement comme ceux des *Heterangium*, avec leur protoxylème situé à quelque distance du bord externe, et formés, en dedans, de trachéides ponctuées, et de trachéides scalariformes en dehors du protoxylème. Ces faisceaux, qui sont en continuité avec les faisceaux foliaires,

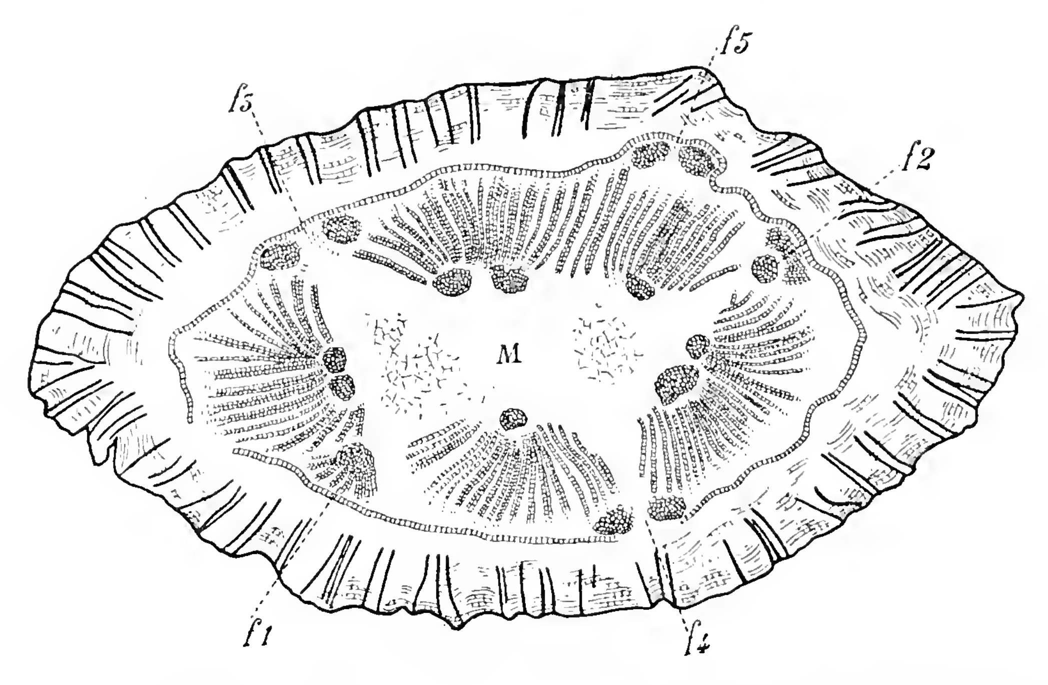


Fig. 96. — *Lyginopteris Oldhamia* Williamson (sp.), du Houiller inférieur d'Angleterre. Coupe transversale d'une tige, grossie 3 fois. M, moelle centrale; f_1 à f_5, faisceaux foliaires (d'après Williamson et Scott).

servent en outre de points de départ à autant de coins de bois secondaire formés de lames rayonnantes de trachéides ponctuées, séparées par des rayons médullaires. L'écorce offre la même constitution que celle des tiges d'*Heterangium*, avec des bandes rayonnantes, entrecroisées en coupe tangentielle, de tissu sclérenchymateux, séparées par du tissu parenchymateux (fig. 96). Les faisceaux foliaires, en s'écartant de l'axe de la tige, ne tardent pas à se dépouiller de leur bois secondaire, puis ils se divisent en deux branches

(1) Williamson et Scott a_3.

jumelles, qui, en pénétrant dans le pétiole, deviennent concentriques, de collatérales qu'elles étaient d'abord, et demeurent toujours dépourvues de bois secondaire.

Les pétioles ont pu être suivis jusqu'aux folioles portées par leurs ramifications, et ces folioles se sont montrées identiques à celles du *Sphenopteris Hœninghausi*, ne différant d'ailleurs en rien, comme structure, des pinnules normales de Fougères. Les *Lyginopteris* représenteraient donc les tiges de *Sphenopteris* du groupe du *Sph. Hœninghausi*, lesquels semblent bien, ainsi qu'il a été dit plus haut, avoir eu des fructifications de *Calymmatotheca*, et devoir être de véritables Fougères. Toutefois ce dernier point, qui aurait une si grande importance, de la dépendance de ces *Sphenopteris* avec les fructifications qu'on leur rapporte, n'est pas, malheureusement, définitivement acquis.

Enfin, les racines ont été également étudiées : à leurs débuts, elles présentent, en section transversale, une ressemblance marquée avec celles des *Psaronius ;* mais il ne tarde pas à s'y développer un bois secondaire rayonnant à accroissement centrifuge ; ces racines ainsi pourvues de bois secondaire avaient d'abord été observées à l'état isolé, et décrites par Williamson comme un type générique particulier, sous le nom de *Kaloxylon ;* elles ont été ultérieurement trouvées en rapport direct avec des tiges de *Lyginopteris*.

Genre *Calamopitys* Unger. — Le genre *Calamopitys*, du Culm inférieur, est établi sur des tiges monostéliques de faible diamètre, dont l'axe est constitué (1) par une moelle centrale entourée d'un anneau irrégulier de bois primaire dans lequel on distingue plusieurs groupes d'éléments trachéens, et de la périphérie duquel partent des lames

---

(1) Solms *f.*

rayonnantes de bois secondaire formé de trachéides ponctuées, séparées par des rayons médullaires composés. De cet axe central se détachent des faisceaux libéroligneux aplatis, à liber concentrique, sans bois secondaire, qui se subdivisent, en pénétrant dans les pétioles, en plusieurs branches disposées sur un même cercle autour de l'axe du pétiole.

Ce genre, qui, à beaucoup d'égards, se rapproche du précédent, offre ainsi tous les caractères d'une tige de Fougère, à part la présence d'un bois secondaire à trachéides ponctuées. On ignore quelles étaient les frondes qui pouvaient lui correspondre.

Genres *Medullosa* Cotta et *Myeloxylon* Brongniart. — De ces deux genres, rencontrés dans les formations houillère et permienne, le premier comprend des tiges et le second des pétioles, qui ont été longtemps considérés comme bien distincts les uns des autres, celles-là paraissant se rapprocher des Cycadinées, et ceux-ci des Fougères, bien que présentant par quelques caractères des affinités cycadéennes. Mais certains échantillons ont montré des *Myeloxylon* en rapport direct avec des *Medullosa*, et d'autre part M. Renault a retrouvé les caractères essentiels des *Myeloxylon* sur des rachis portant, les uns des pinnules d'*Alethopteris*, les autres des pinnules de *Nevropteris*. L'interprétation de ces genres, qui forment, avec quelques autres types moins importants, le groupe des Médullosées, offre donc un grand intérêt, et constitue actuellement l'un des principaux problèmes paléobotaniques.

Les *Medullosa*, dont le type spécifique principal est le *Med. stellata* Cotta, du Stéphanien et du Permien, sont des tiges polystéliques, de diamètre variable, comprenant en général dans leur région centrale des stèles cylindriques de faible diamètre, n'ayant parfois que la valeur de faisceaux filiformes, et à la périphérie un ou plusieurs cercles concentriques de

stèles plus développées, aplaties en forme de rubans, concaves vers le centre, parfois plus ou moins sinueuses, se soudant quelquefois sur un même cercle en un anneau continu (1). Toutes ces stèles ont une moelle centrale, ou du moins un axe central parenchymateux, renfermant des groupes plus ou moins nombreux, irrégulièrement répartis, de trachéides primaires, rayées ou spiralées, et sont pourvues, tout autour, d'un anneau continu de bois secondaire centrifuge formé de trachéides à ponctuations aréoles plurisériées, avec de larges rayons médullaires, et

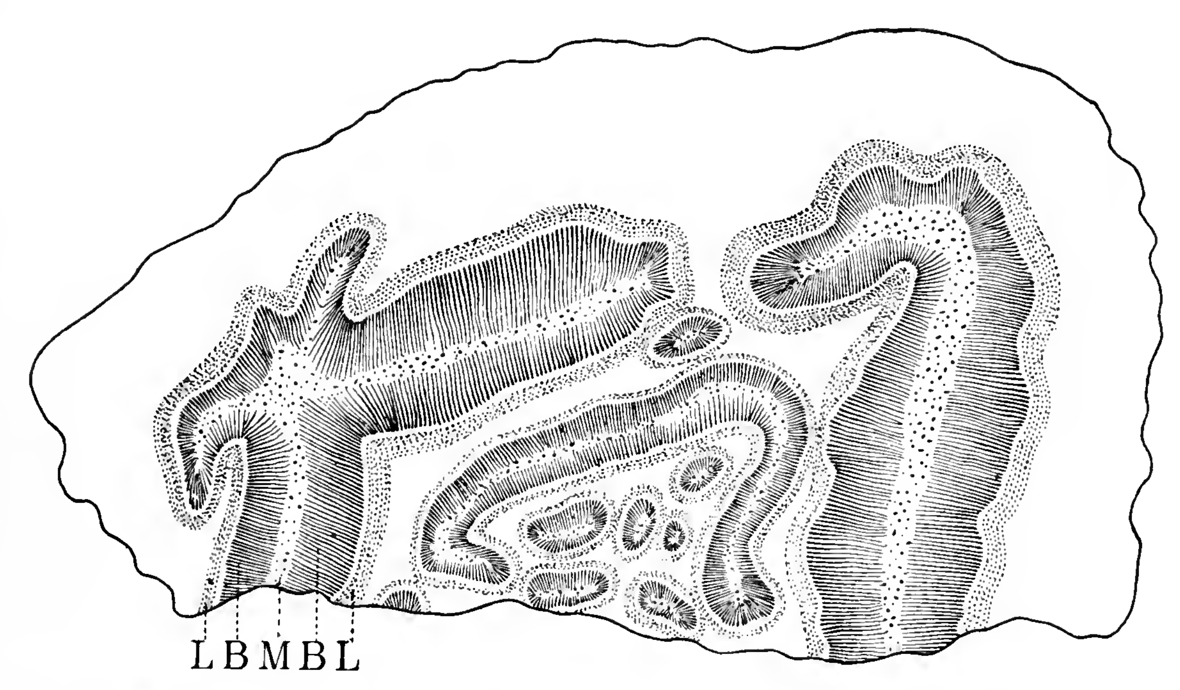


Fig. 97. — *Medullosa Leuckarti* Gœppert et Stenzel, du Permien de la Saxe. Coupe transversale d'une tige, réduite aux 2/3 de grand. nat. M, moelle centrale avec faisceaux de bois primaire; B, bois secondaire centrifuge; L, liber (d'après Schenk et Weber et Sterzel).

entouré lui-même de liber sur tout son pourtour (fig. 97). Sur les stèles périphériques, ce bois secondaire est généralement plus développé du côté externe que du côté interne, et il acquiert parfois une épaisseur considérable. Chez certaines variétés de *Med. stellata* on a observé, sur le bord externe de ces stèles périphériques, plusieurs zones consécutives de bois secondaire ayant chacune leur liber, et repro-

(1) Schenk *f*; O. Weber et Sterzel *a*; Solms *g*.

duisant ainsi la disposition bien connue des anneaux libéroligneux successifs des *Cycas* ou des *Encephalartos*.

Les faisceaux qui se rendent aux feuilles paraissent se rattacher aux faisceaux de bois primaire des stèles périphériques.

Ces stèles s'anastomosent d'ailleurs entre elles, non seulement sur un même cercle, mais d'un cercle à l'autre, à peu près comme le font les stèles des *Psaronius*.

Au voisinage de leur bord externe, les tiges des *Medullosa* présentent fréquemment de nombreux faisceaux hypodermiques de sclérenchyme, à section circulaire, ou allongée dans le sens radial.

Une forme un peu plus simple de ce même genre *Medullosa* a été rencontrée récemment, dans le Houiller inférieur du Lancashire, et décrite par M. Scott sous le nom de *Med. anglica* (1) : les stèles, toutes semblables, n'y sont au nombre que de trois, ou parfois de quatre, chacune d'entre elles offrant à peu près exactement la constitution d'une stèle d'*Heterangium ;* les faisceaux qui se rendent aux feuilles sont, à leur origine, pourvus d'un bois secondaire, avec liber concentrique ; mais en traversant l'écorce, ils se réduisent à leur bois primaire, et se divisent en cordons plus grêles, à liber collatéral. Ces tiges de *Med. anglica* ont été trouvées munies, entre les bases des pétioles qui leur sont adhérents, de nombreuses racines adventives, pourvues d'un faisceau central tripolaire de bois primaire, habituellement entouré d'un bois secondaire rayonnant à développement centrifuge.

Quant aux *Myeloxylon* (2), ce sont de gros pétioles, atteignant parfois un décimètre et plus de diamètre, parcourus par de très nombreux cordons libéroligneux disséminés dans un tissu conjonctif parenchymateux, et parfois assez

(1) Scott *c*.

(2) Renault *c*, *g* ; Zeiller *k*.

régulièrement rangés en cercles concentriques, ainsi que par des cordons ou des lames de sclérenchyme, cantonnés d'ordinaire dans la région périphérique et souvent accompagnés de larges canaux sécréteurs, qui paraissent être des tubes gommeux (fig. 98).

Ces faisceaux libéroligneux sont des faisceaux collatéraux, à liber externe, le plus souvent détruit, à bois centripète formé de trachéides scalariformes. D'après les observations de M. Renault, les *Myeloxylon* à faisceaux sclérenchymateux périphériques offrant une section circulaire ou elliptique (*M. Landrioti* Renault) correspondraient aux *Alethopteris*, et ceux où ces faisceaux affectent la forme de lames radiales (*M. radiatum* Renault) aux *Nevropteris*. Les *Myeloxylon* représenteraient en outre, suivant M. Grand' Eury, les pétioles des *Odontopteris*. M. Renault et Williamson (1) s'étaient d'ailleurs accordés à voir en eux des pétioles de Fougères, susceptibles d'être rapportés aux Marattiacées et comparables surtout à ceux des *Angiopteris*, dont ils s'écartent cependant par la constitution collatérale, et non concentrique, de leurs faisceaux, qui les rapprocherait plutôt des Cycadinées.

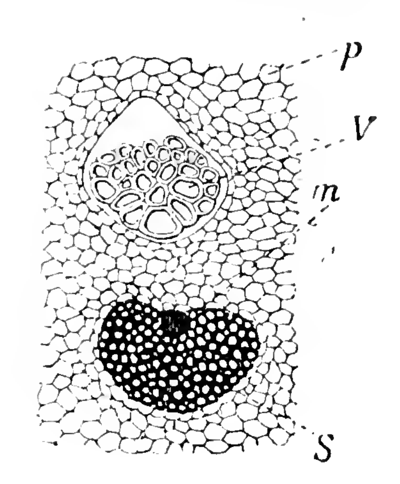


Fig. 98. — *Myeloxylon radiatum* Renault (sp.), du Permien. Coupe transversale d'un faisceau libéroligneux V (le liber, placé sur le bord externe, est détruit), et d'un faisceau de sclérenchyme S; *m*, tube sécréteur; *p*, parenchyme conjonctif; gross. : 18 diam.

M. Penhallow est arrivé de son côté à des conclusions à peu près identiques à celles de M. Renault et de Williamson (2), ayant observé notamment, sur un *Myeloxylon* du Houiller des États-Unis, des canaux sécréteurs de deux sortes, dont les uns paraissent être des canaux gommeux,

(1) WILLIAMSON *a* VII.

(2) PENHALLOW *e*.

et les autres des canaux à mucilage, tout à fait semblables à ceux des pétioles d'*Angiopteris*.

Certains échantillons du Permien de la Saxe ont montré ces *Myeloxylon* en relation directe avec des *Medullosa*, en particulier des pétioles d'un type très voisin pour le moins du *Myel. Landrioti* attachés à une tige de *Med. Leuckarti*; de plus, on a observé dans les mêmes gisements des frondes de *Callipteris* disposées de telle sorte autour d'une tige de *Medullosa*, qu'il y a tout lieu de croire à leur dépendance mutuelle. Les pétioles qui partent des tiges du *Med. anglica* sont également des *Myeloxylon*, appartenant à ce même type, du *Myel. Landrioti*, et leurs ramifications portent des pinnules filicoïdes, dont la structure et la forme, autant qu'on a pu juger de cette dernière, concordent avec celles des pinnules d'*Alethopteris* (1).

Il n'est donc pas douteux que les *Medullosa* aient porté des frondes d'*Alethopteris*, de *Nevropteris*, d'*Odontopteris*, de *Callipteris*, et la question se pose de savoir s'il faut les considérer réellement comme des Fougères, ou bien comme des Cycadinées à frondes filicoïdes. D'un côté, la constitution de leurs stèles, les faisceaux collatéraux de leurs pétioles militeraient en faveur de cette dernière hypothèse ; d'un autre côté, la disposition relative de ces stèles, comparable à celle qu'on observe chez les *Psaronius*, l'abondance des racines adventives observées chez le *Med. anglica*, les indices de fructifications, malheureusement incomplets, reconnus chez certains *Alethopteris*, *Odontopteris* et *Nevropteris*, le fait que du bois secondaire centrifuge et des faisceaux collatéraux se montrent chez les Ophioglossées, donnent à penser qu'il peut bien s'agir là de véritables Filicinées, constituant peut-être (2) un groupe intermédiaire entre les Ophioglossées et les Marattiacées.

---

(1) Scott *c*.
(2) Zeiller *k*.

Les observations faites plus haut à l'égard des *Calymmatotheca* viendraient à l'appui de l'existence d'un tel groupe, et il n'est peut-être pas inutile de remarquer, à ce propos, que ce type des *Calymmatotheca* paraît correspondre, comme fructification, à certains *Sphenopteris* dont les *Lyginopteris* représenteraient précisément les tiges.

Peut-être aussi faudrait-il voir dans les Médullosées, et, d'une façon plus générale, dans les Cycadofilicinées, l'un des chaînons dont on est porté à soupçonner l'existence entre les Fougères et les Cycadinées.

Pour le moment, la question de leur attribution demeure ouverte, et elle ne pourra être résolue que par la découverte d'échantillons fournissant sur leur mode de fructification des renseignements suffisamment précis.

HYDROPTÉRIDES

Des quatre genres dont se compose actuellement la classe des Hydroptérides, les deux genres *Pilularia* et *Marsilia*, qui forment la famille des Marsiliacées, sont représentés dans le Tertiaire par des sporocarpes, le premier d'une façon un peu douteuse, le second avec certitude ; celui-ci a été également signalé par Heer dans le Crétacé du Groënland, mais d'après des échantillons un peu problématiques.

De la famille des Salviniacées, le genre *Salvinia* s'est montré à divers niveaux du Tertiaire, ainsi que dans le Crétacé supérieur, avec des feuilles bien reconnaissables, très voisines de certaines espèces actuelles; il paraît probable, en outre, qu'il faut rapporter au genre *Azolla* certaines empreintes du Miocène du Canada, décrites (1) sous le nom générique d'*Azollophyllum* Penhallow.

---

(1) Dawson *f.*

Peut-être faut-il également ranger parmi les Salviniacées, tout au moins parmi les Hydroptérides, quelques types beaucoup plus anciens, mais encore imparfaitement connus.

Tel est, d'abord, le genre *Protosalvinia*, établi par Sir W. Dawson sur des sporanges globuleux trouvés en quantités innombrables, les uns dans le Dévonien supérieur de l'Amérique du Nord ou du Brésil, les autres à divers niveaux de la formation permocarbonifère, notamment en Tasmanie ; quelques-uns de ces sporanges, dont le plus grand nombre seraient des macrosporanges, et les autres des microsporanges, se sont montrés contenus dans des sacs qui paraissent assimilables à des sporocarpes de Salviniacées (1) ; on ne les a pas trouvés en rapport avec des tiges feuillées, mais il se pourrait, d'après Sir W. Dawson, qu'ils correspondissent à des axes portant des feuilles linéaires distiques, rencontrés dans les mêmes formations, et décrits par lui sous le nom générique de *Ptilophyton*.

Tels sont encore les genres *Sporocarpon* Williamson et *Traquairia* Carruthers, établis sur de petits corps sphériques à structure conservée, trouvés dans le Houiller d'Angleterre, munis à leur surface de poils ou de protubérances spiniformes, renfermant des spores à leur intérieur, et que le Comte de Solms-Laubach et Schenk s'accordent (2) à rapprocher des massules des *Azolla*.

M. Penhallow rapporte également aux Hydroptérides, en le rapprochant des *Pilularia*, le genre *Parka* Fleming, du Dévonien inférieur d'Écosse (3), fondé sur des groupes de sporanges ovoïdes réunis dans des enveloppes communes qu'il est naturel d'interpréter comme des sporocarpes et qui semblent avoir renfermé à la fois des microsporanges et des macrosporanges ; l'appareil végétatif serait constitué par des

(1) Dawson *d*.
(2) Solms *a* ; Schenk *e*.
(3) Dawson et Penhallow *a* ; Penhallow *b*.

tiges rampantes, ramifiées par dichotomie, portant des feuilles filiformes. Mais on n'a, somme toute, sur ce type générique, que des renseignements insuffisants pour apprécier avec certitude ses affinités.

Il en est de même en ce qui regarde les deux suivants, établis sur des organes foliaires, et qui ont été l'un et l'autre rapprochés, au moins provisoirement, des *Marsilia* : d'abord le genre *Sphenoglossum*, créé par Emmons pour un groupe de quatre folioles cunéiformes à bord extérieur arrondi, disposées en croix, trouvées dans le Trias supérieur des États-Unis (1), et dont la forme et la nervation reproduisent en effet le type des *Marsilia* ; ensuite, le genre *Sagenopteris* Presl, qui se montre représenté par plusieurs espèces, depuis le Rhétien, sinon même depuis le Trias supérieur, jusqu'au Wealdien, et qui comprend des feuilles composées de quatre folioles ovales-cunéiformes réunies les unes à côté des autres au sommet d'un pétiole commun situé dans le même plan qu'elles, les deux latérales un peu plus petites que celles du milieu, munies d'une nervure médiane plus ou moins développée, à nervures secondaires anastomosées en un réseau à mailles allongées, assez semblable à celui des frondes de *Glossopteris*, avec lesquelles ces folioles ont été longtemps confondues (fig. 99).

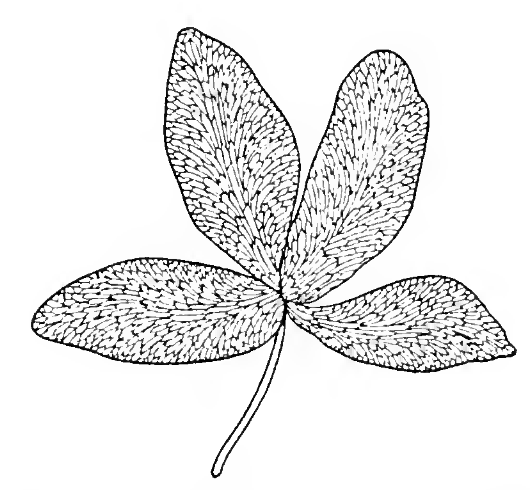


Fig. 99. — *Sagenopteris rhoifolia* Presl, du Rhétien. Feuille de petite taille, légèrement réduite (d'après Schenk).

Le rapprochement avec les *Marsilia* repose moins, d'ailleurs, sur la constitution quadrifoliée de ces feuilles que sur l'association fréquente avec elles de petits corps arrondis ou ovales, parfois pédicellés, qui leur ont été attribués

(1) Fontaine *a*.

et ont été regardés comme des sporocarpes ; mais cette attribution et cette interprétation demeurent quelque peu douteuses.

SPHÉNOPHYLLÉES

Les Sphénophyllées ne comprennent qu'un seul genre, le genre *Sphenophyllum* Brongniart, propre à la flore paléozoïque, connu à la fois sous la forme d'empreintes et d'échantillons à structure conservée qui ont permis d'en étudier en détail l'organisation.

Les *Sphenophyllum* étaient des plantes de taille médiocre, à tige articulée, renflée aux nœuds, et munie d'un petit nombre de cannelures longitudinales saillantes n'alternant pas aux articulations, portant des feuilles verticillées, cunéiformes, à bord supérieur tronqué ou arrondi, quelquefois entier, le plus souvent muni de dents plus ou moins développées, à limbe parcouru par des nervures plusieurs fois dichotomes aboutissant au sommet des dents. Les rameaux naissaient isolés aux articulations, vraisemblablement entre deux feuilles plutôt qu'à l'aisselle de l'une d'elles.

Les feuilles, qui sont le plus souvent au nombre de six par chaque verticille, se montrent chez plusieurs espèces, notamment chez le *Sphen. cuneifolium* Sternberg (sp.), très fréquent dans le Westphalien, assez variables d'une région à l'autre de la même plante (fig. 100), se divisant, par des échancrures plus ou moins profondes, en deux ou plusieurs lobes, et ces lobes devenant eux-mêmes, par suite de l'approfondissement des échancrures, des feuilles indépendantes, quelquefois réduites à des lanières filiformes tout à fait simples, dont le nombre peut atteindre et dépasser 24. Cette division des feuilles en lanières, qui rappelle celle qu'on observe chez les Renoncules aquatiques, a donné lieu de penser que les *Sphenophyllum* devaient vivre en partie

immergés, mais il n'est pas absolument certain qu'il en ait été réellement ainsi, la division des feuilles paraissant en rapport avec la force des rameaux plutôt qu'avec leur position relative : c'est ainsi que certains rameaux, notamment les rameaux spicifères, qui devaient être émergés, portent des feuilles profondément découpées, et que des rameaux à feuilles entières se montrent au même niveau ou même placés plus bas que des rameaux à feuilles divisées ; en fait, les tiges un peu grosses ont le plus souvent des feuilles

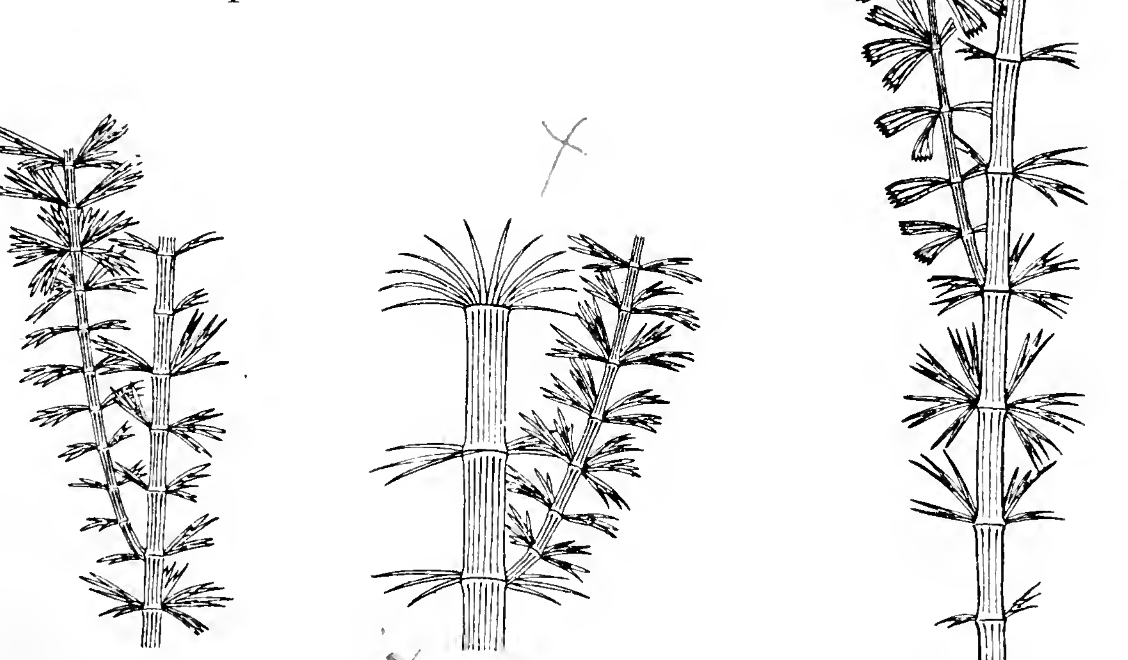


Fig. 100. — *Sphenophyllum cuneifolium* Sternberg (sp.), du Westphalien. Fragments de tiges et de rameaux, réduits aux 3/4 de grand. nat.

profondément échancrées, parfois même des feuilles tout à fait simples en forme d'étroites lanières, et les rameaux qui s'en détachent, à n'importe quelle hauteur, des feuilles moins divisées. La longueur des feuilles va en même temps en diminuant quelque peu, à mesure qu'on a affaire à des rameaux d'ordre plus élevé. Chez certaines espèces, la variation ne porte que sur la taille, le nombre étant toujours de six et le degré de découpure ne se modifiant pas sensiblement.

Enfin, chez quelques autres, les feuilles se montrent

à chaque verticille rapprochées deux par deux, en trois paires inégales, une paire antérieure plus courte et deux paires latérales plus longues, étalées les unes et les autres dans le plan du rameau (fig. 101) ; cette disposition, qui paraît constante chez certaines espèces, telles que le *Sphen. speciosum* Royle (sp.) du Permotrias de l'Inde, et qui avait servi de base à l'établissement d'un genre spécial (*Trizygia* Royle), se montre associée chez d'autres, telles que le *Sphen. oblongifolium* Germar et Kaulfuss (sp.) du Stéphanien, à la disposition normale, avec des passages de l'une à l'autre. On a pensé qu'elle correspondait à des rameaux flottants, mais il est permis d'en douter, des feuilles à limbe étalé dans le plan du rameau s'observant parfois, chez les végétaux actuels, sur des tiges ou des rameaux purement aériens, ainsi qu'on le constate, par exemple, chez le *Gentiana asclepiadea*, où, sur les tiges grêles poussées à l'ombre et infléchies horizontalement, les feuilles, normalement opposées en croix, prennent l'apparence distique et s'étalent toutes dans le plan horizontal qui contient la tige.

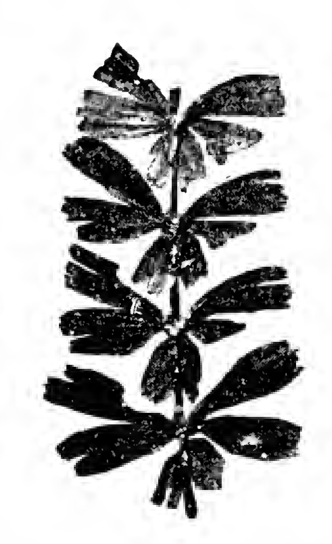


Fig. 101. — *Sphenoph. oblongifolium* Germar et Kaulfuss (sp.), du Stéphanien. Fragment de rameau, avec feuilles groupées en trois paires inégales, réduit aux 3/4 de grand. nat.

Des échantillons à structure conservée ont été étudiés par MM. Renault, Williamson et Scott (1), principalement par le premier d'entre eux. Ils ont montré des rameaux ou des tiges à axe plein, constitué, dans la région centrale, par une stèle de bois primaire à développement centripète affectant en section transversale la forme d'un triangle équilatéral à côtés concaves : à chacun des sommets du triangle se trouvent, suivant les espèces, tantôt un pôle trachéen,

(1) Renault *a, c, g, r*; Williamson *a* v; Williamson et Scott a_1.

tantôt deux pôles trachéens très rapprochés, d'où partent les cordons foliaires : le bois primaire est composé d'abord de trachéides rayées, au voisinage des pôles, puis, plus près du centre, de trachéides ponctuées à ponctuations aréolées. Autour de ce bois primaire (fig. 102) il se forme un bois

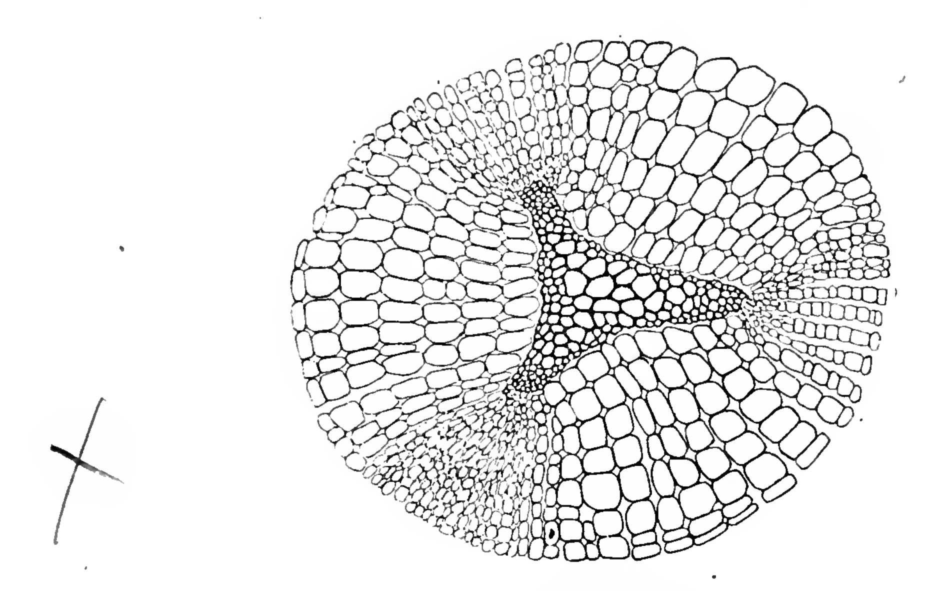


Fig. 102. — Coupe transversale de l'axe ligneux d'une tige de *Sphenophyllum* (*Sphenoph. plurifoliatum* Williamson et Scott); grossie 18 fois (d'après Williamson et Scott).

secondaire à développement centrifuge dont les premiers éléments remplissent d'abord les concavités formées par les côtés du triangle, de telle façon que l'axe ligneux prend peu à peu un contour circulaire régulier. Ce bois secondaire est constitué par de larges trachéides, sinon même de véritables vaisseaux, munies de ponctuations aréolées, plus rarement scalariformes, assez régulièrement disposées en files radiales ainsi qu'en zones concentriques, avec interposition de cellules allongées dans le sens radial et constituant, chez certaines espèces, des rayons médullaires réguliers; le diamètre des trachéides varie d'ailleurs quelque peu suivant la position qu'elles occupent, les portions du bois secondaire situées en regard des angles du bois primaire se montrant formées d'éléments plus petits et plus serrés que celles qui sont accolées à ses faces latérales (fig. 102). Autour du bois secondaire existe une zone cambiale annulaire, puis vient le liber, formé d'éléments parenchymateux et de tubes criblés,

et ensuite l'écorce, avec une ou plusieurs assises subéreuses.

L'appareil fructificateur (1) se compose d'épis sporangifères portés à l'extrémité de rameaux feuillés, et composés de verticilles successifs de bractées comprenant entre eux, dans chaque entrenœud, une série de sporanges disposés tantôt en un cercle unique contigu à l'axe, tantôt en cercles concentriques au nombre de deux ou de trois. Les bractées, soudées entre elles en forme d'entonnoir sur une certaine

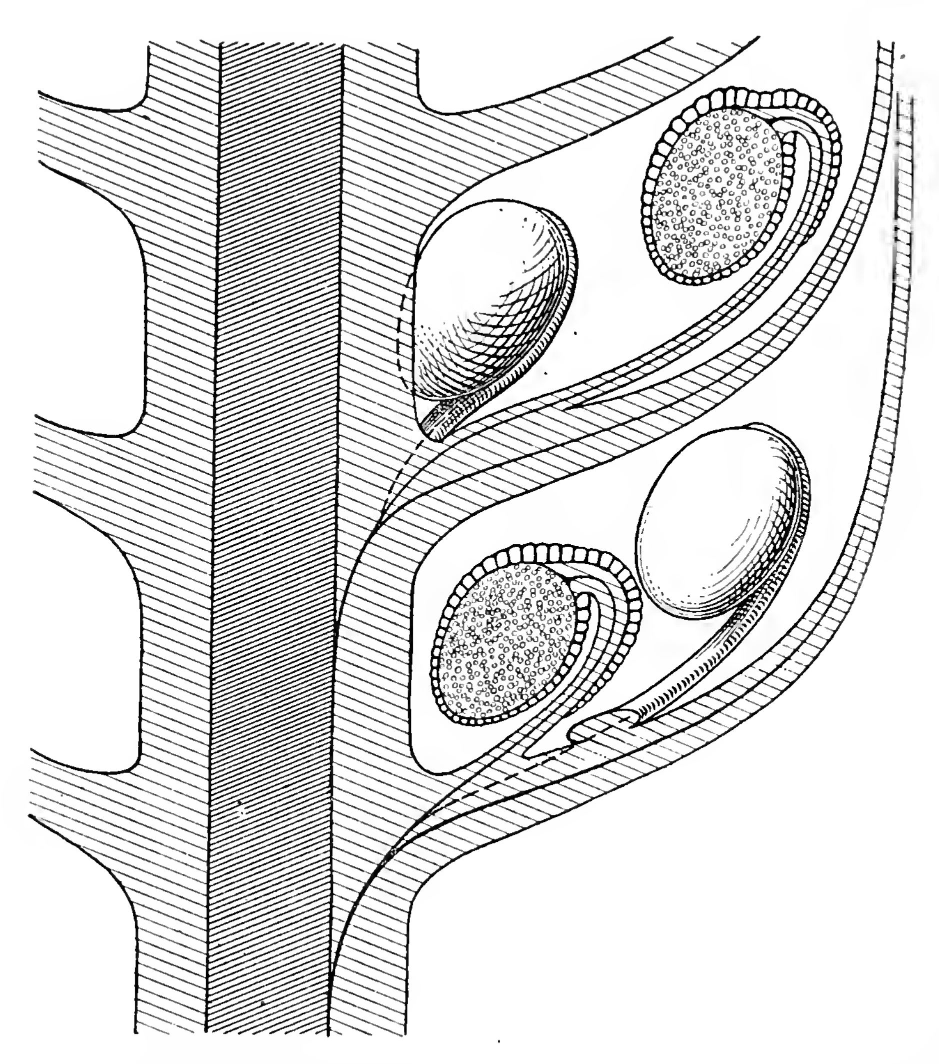


Fig. 103. — Coupe longitudinale schématique d'un épi de *Sphenoph. cuneifolium*, grossie 12 fois.

étendue, deviennent ensuite indépendantes et se redressent parallèlement à l'axe. Les sporanges sont portés par des pédicelles filiformes qui se détachent de la face ventrale des bractées à une distance variable de leur base, et se recourbent vers l'axe à leur extrémité (fig. 103) ; dans l'une

(1) ZEILLER *m* ; WILLIAMSON et SCOTT a_1 ; SOLMS *e*.

des espèces étudiées (1), chaque pédicelle se bifurque un peu au-dessous de son sommet, et porte deux sporanges ; dans les autres, chaque sporange est isolé à l'extrémité d'un pédicelle. Ces pédicelles sont parcourus par un faisceau ligneux à bois centripète, qui se détache du faisceau foliaire, du côté tourné vers l'axe de l'épi, avant son entrée dans la bractée : ils représentent par conséquent des lobes ventraux des bractées. La paroi du sporange paraît formée, sauf au voisinage de sa base, d'une seule assise de cellules, qui est la continuation de l'assise épidermique du pédicelle ; la région dorsale de celui-ci est occupée, de même qu'une partie de la surface du sporange, par de grandes cellules épaissies, qui jouaient vraisemblablement un rôle dans la déhiscence.

A l'intérieur du sporange sont renfermées des spores à surface plissée et munie de crêtes saillantes anastomosées, toutes semblables dans un même épi, ce qui donne à penser que les *Sphenophyllum* étaient isosporés. M. Renault les regarde toutefois comme hétérosporés (2), d'après certaines différences d'aspect observées entre les sporanges sur un épi malheureusement très jeune et imparfaitement conservé, ainsi que d'après les différences de taille que présentent les spores d'épis différents ; mais ces épis n'appartenant pas à la même espèce, on ne peut affirmer que les unes soient des macrospores et les autres des microspores. La question ne pourra être résolue que par la découverte de nouveaux échantillons à structure conservée.

Ainsi constitués, les *Sphenophyllum* ne peuvent être rattachés à aucune des classes de Cryptogames vasculaires de la flore actuelle. Rapportés jadis aux Equisétinées, à cause de leurs tiges articulées et de leurs feuilles verticillées, ils s'en éloignent par la constitution de leur axe ligneux comme

(1) Solms *e*.
(2) Renault *g*, *r*.

de leur appareil fructificateur. S'ils se rapprochent un peu des Lycopodinées par leur bois primaire centripète, ils en diffèrent par tous les caractères extérieurs de leur appareil végétatif, comme par leurs fructifications. A ce dernier point de vue on peut les comparer d'une part aux Ophioglossées, d'autre part aux Marsiliacées, où l'appareil fructificateur est également constitué par un lobe ventral de la feuille; les variations qu'on observe dans la disposition des sporanges rappellent même singulièrement celles qui existent, d'une espèce à l'autre, dans la disposition des sporocarpes des *Marsilia*, mais les sporanges des *Sphenophyllum* n'ont avec ces derniers qu'une ressemblance purement extérieure. Enfin M. Renault et après lui M. Potonié (1) ont rapproché les *Sphenophyllum* des *Salvinia*, à raison notamment de la disposition des feuilles chez ces derniers en verticilles ternaires, et de la présence, dans leur tige, de trois faisceaux mutuellement soudés.

En fin de compte, il semble que ce soit avec certains types de Filicinées que les *Sphenophyllum* aient le plus d'analogies, mais sans qu'on puisse le moins du monde voir en eux ni des Fougères, ni des Hydroptérides. Ils constituent donc une classe particulière, sans affinité réelle avec aucun type vivant.

Les *Sphenophyllum* se montrent aux États-Unis dès la base du Dévonien moyen (*Sphen. vetustum* Newberry) (2); en Europe on n'en a pas observé au-dessous du Culm ; ils se rencontrent surtout en abondance dans le Westphalien et le Stéphanien, et paraissent s'éteindre dans le Permien, tout au moins en Europe, l'espèce de l'Inde, *Sphen. speciosum* Royle (sp.), correspondant peut-être à un niveau un peu plus récent, à la base de la formation triasique.

---

(1) Potonié *d*, *e*.
(2) Newberry *c*.

ÉQUISÉTINÉES

Les Équisétinées fossiles comprennent, d'une part, de nombreuses formes spécifiques du genre actuel *Equisetum*, qui paraît avoir été largement représenté surtout durant la période secondaire, et d'autre part une série assez complexe de types éteints, appartenant pour la plupart à la flore paléozoïque, qui, tout en se rapprochant assez des *Equisetum* pour qu'il faille les ranger dans la même classe que ceux-ci, en diffèrent par d'importants caractères, notamment par l'hétérosporie d'une partie au moins d'entre eux et par la présence fréquente, dans leurs tiges, d'un bois secondaire centrifuge parfois très développé, qui avait conduit Brongniart et plusieurs paléobotanistes de son école à voir en eux des Gymnospermes.

Le genre *Equisetum* est connu à l'état fossile sous forme d'empreintes de tiges ou de rameaux articulés, portant à leurs articulations des feuilles linéaires soudées les unes aux autres sur une hauteur variable en gaines plus ou moins étroitement appliquées.

Des empreintes semblables se montrent déjà dans le terrain houiller, mais sans qu'on puisse, en l'absence de fructifications, affirmer qu'il s'agisse vraiment de représentants du genre *Equisetum*; aussi les désigne-t-on sous le nom générique d'*Equisetites* Sternberg, qui indique seulement le rapprochement; il n'est, d'ailleurs, pas douteux que quelques-unes des gaines foliaires classées sous ce nom appartiennent à des types éteints, notamment au genre *Annularia*, dont il sera question plus loin, et chez lequel certaines espèces portaient, sur leurs tiges principales, des feuilles ainsi soudées en gaines. Cependant il paraît probable que le genre *Equisetum* existait dans la flore westphalienne, M. Kidston ayant recueilli dans le terrain houiller du Yorkshire des

épis à sporangiophores affectant la forme d'écussons hexagonaux, et offrant exactement l'aspect de ceux des *Equisetum* actuels (1) ; quelques tiges du Stéphanien, à gaines étroitement appliquées, ressemblent aussi singulièrement à de vrais *Equisetum* (2).

En tout cas le genre est connu, sans doute possible, dans le Trias, représenté notamment dans le Trias supérieur par des formes géantes, telles que l'*Eq. arenaceum* Jaeger (sp.), dont les tiges, portant jusqu'à 120 feuilles par verticille, atteignaient un diamètre de 20 centimètres et plus, et dont on connaît les épis fructificateurs et les rhizomes, constitués les uns et les autres comme ceux des Prêles actuelles, ces derniers parfois renflés en tubercules globuleux comme ceux de certaines espèces vivantes. Des espèces géantes ont été également rencontrées à divers niveaux du Jurassique, à côté de formes de taille plus réduite. Les espèces crétacées et tertiaires se rapprochent, sous ce rapport, des formes vivantes, les plus grosses tiges trouvées dans le Tertiaire, celles de l'*Eq. Lombardianum* Saporta, de l'Oligocène du Gard (3), ne dépassant pas de beaucoup les dimensions des plus grandes formes tropicales actuelles.

Quant aux types éteints, surtout à ceux, particulièrement variés, de l'époque houillère, leur classement présente des difficultés considérables, à raison de l'impossibilité où l'on est le plus souvent de raccorder les unes aux autres les différentes parties d'une même plante, les rameaux feuillés se trouvant séparés des tiges, les épis fructificateurs étant habituellement détachés, les portions de tiges à structure conservée ne pouvant, en général, être identifiées à celles qu'on rencontre sous forme d'empreintes, et chaque caté-

---

(1) Kidston *g*; Seward *g*.
(2) Renault *l*.
(3) Saporta *i*.

gorie d'organes ayant dû par conséquent être classée à part, au moins à titre provisoire, mais sans qu'on ait pu encore, sauf de rares exceptions, reconstituer avec certitude l'ensemble de types végétaux dont on connaît cependant toutes les parties, mais dont on ne trouve jamais que des membres épars.

Envisagées dans leur structure, les tiges des Equisétinées paléozoïques se montrent constituées sur le même plan général que celles des *Equisetum*, offrant suivant leur axe une large lacune longitudinale interrompue aux nœuds par des diaphragmes médullaires, entourée d'un étui de tissu parenchymateux qui présente lui-même une série de lacunes longitudinales équidistantes disposées en cercle autour du vide central, alternant en général d'un entrenœud à l'autre, et correspondant à autant de faisceaux trachéens dont les éléments ont disparu en totalité ou en partie. Dans quelques cas, on ne trouve accolé à chacune de ces lacunes qu'un grêle faisceau libéroligneux, comme chez les *Equisetum* ; mais le plus souvent la lacune constitue l'origine d'un coin ligneux composé de lames rayonnantes de bois secondaire à développement centrifuge, et l'ensemble de ces coins ligneux juxtaposés les uns aux autres forme un anneau complet entouré à sa périphérie par une zone annulaire de cambium fonctionnant exactement comme chez les Gymnospermes et les Dicotylédones. Les indices de développement secondaire observés par M. Cormack (1) dans les nœuds de l'*Eq. Telmateia* Ehrh. donnent, d'ailleurs, à penser qu'il n'y a pas, à ce point de vue, entre les Equisétinées vivantes et celles de la période paléozoïque, une différence aussi absolue qu'on aurait été porté à le penser.

Les feuilles, au lieu d'être largement soudées en gaine comme chez les *Equisetum*, sont souvent tout à fait libres, ou à peine unies entre elles à leur base ; dans quelques cas, au lieu de rester simples, elles se divisent, par une série

(1) Cormack *a*.

de bifurcations successives, en plusieurs lanières presque capillaires.

Quant à l'appareil fructificateur, il est formé d'épis à éléments verticillés, mais dans lesquels des verticilles de bractées stériles s'interposent le plus souvent entre les verticilles fertiles, alternant d'ordinaire régulièrement avec eux. Ces verticilles fertiles se composent de sporangiophores plus ou moins dilatés en écusson à leur sommet, comme ceux

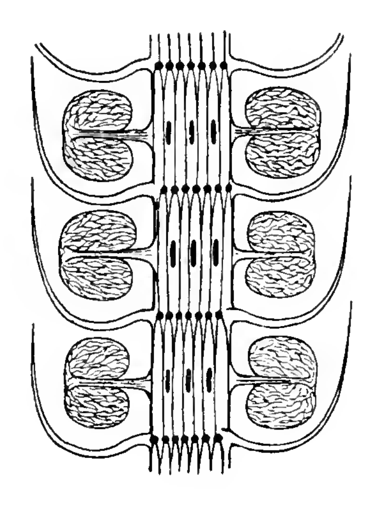


Fig. 104. — Coupe longitudinale schématique d'un épi du type *Calamostachys*.

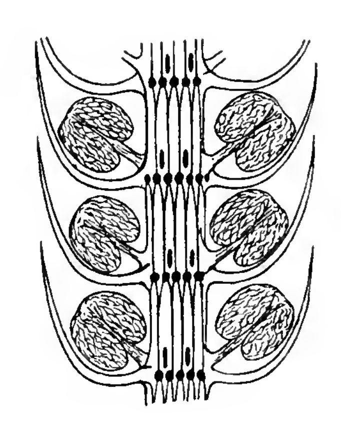


Fig. 105. — Coupe longitudinale schématique d'un épi du type *Palæostachya*.

des *Equisetum*, mais ne portant en général que quatre sporanges, disposés symétriquement, deux à droite du plan passant par le sporangiophore et par l'axe de l'épi, et deux à gauche. On a distingué parmi ces épis deux types génériques principaux, qu'il est utile de mentionner dès maintenant, savoir : *Calamostachys* Schimper, dans lequel chaque verticille fertile est situé à mi-hauteur entre deux verticilles stériles, et les sporangiophores sont à peu près normaux à l'axe (fig. 104) ; et *Palæostachya* Weiss, dans lequel les verticilles fertiles sont contigus ou presque contigus aux verticilles stériles, les sporangiophores naissant immédiatement ou presque immédiatement au-dessus de la base des bractées stériles et étant alors obliques sur l'axe de l'épi (fig. 105). Enfin, beaucoup de ces épis sont hétérosporés, tandis que les *Equisetum* actuels sont exclusivement isosporés.

Les principaux types génériques établis sur les tiges, les rameaux feuillés, et les épis fructificateurs des Equisétinées paléozoïques, souvent désignées sous le nom de *Calamariées*, sont les suivants.

Genre *Calamites* Brongniart. — Ce genre comprend les

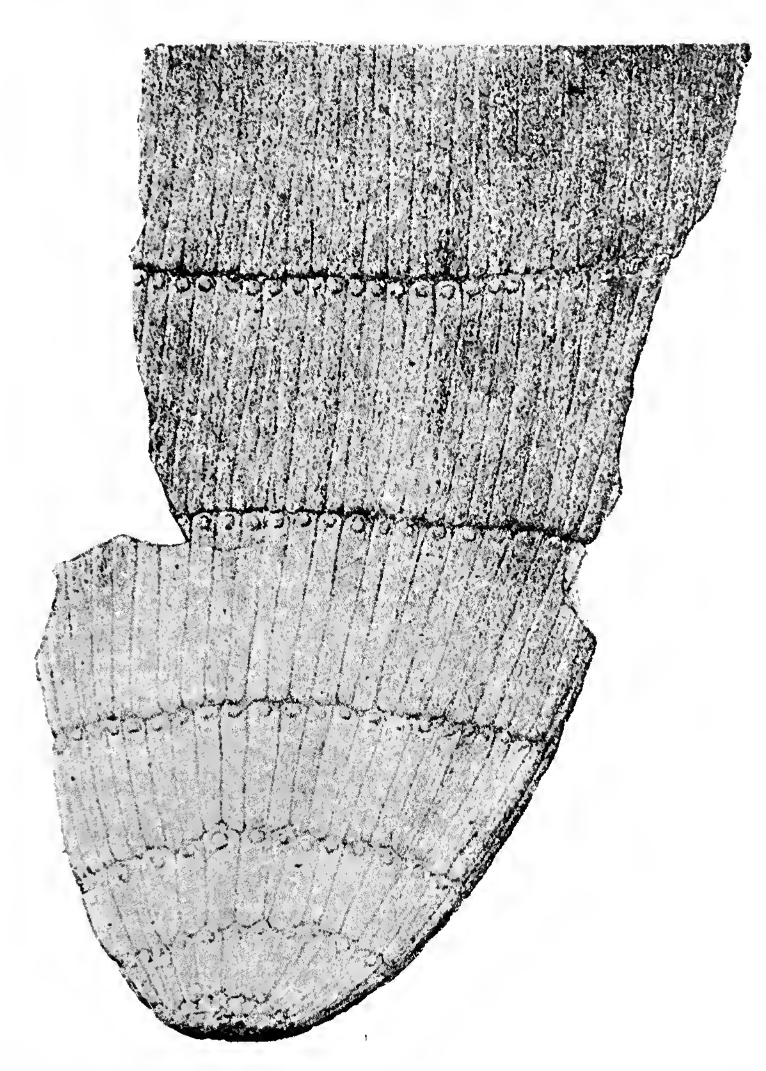


Fig. 106. — *Calamites Suckowi* Brongniart, du Houiller. Partie inférieure d'une tige (moule interne) rétrécie à la base en pointe conique, réduite aux 2/3 de grand. nat.

tiges articulées, dépourvues de feuilles, dont la surface est marquée de côtes longitudinales, plus ou moins accentuées, alternant d'un entrenœud à l'autre. Le plus souvent, ces côtes sont pourvues à leur extrémité supérieure d'un mamelon légèrement saillant, arrondi ou ovale (fig. 106) ; elles présentent quelquefois aussi à leur extrémité inférieure une protubérance moins accentuée, ou une cicatrice ponctiforme, correspondant peut-être à une insertion foliaire.

Une partie des empreintes ainsi constituées représentent

simplement le moule, formé par remplissage, de la cavité interne de tiges équisétoïdes dont les tissus ont disparu; ces moules se distinguent en général par l'étranglement plus ou moins prononcé qu'ils présentent aux articulations. Mais le plus souvent le tissu même de la tige se montre conservé en totalité ou en partie sous la forme d'une lame charbonneuse plus ou moins épaisse; chez certains types spécifiques, cette lame charbonneuse est constamment réduite à une pellicule des plus minces, ce qui donne lieu de penser qu'on a affaire à des tiges herbacées, ou du moins à système ligneux très peu développé; quelques-unes de ces empreintes montrent, du reste, encore attachées à certaines articulations, tantôt des racines disposées en couronne ou en faisceaux, tantôt des épis de fructification (1), de telle sorte qu'il n'est pas douteux qu'on ait réellement sous les yeux la surface externe de la tige. Dans d'autres cas, la lame charbonneuse atteint une épaisseur notable, et il est alors évident qu'il s'agit de tiges pourvues d'un système ligneux très développé; on peut d'ailleurs, quelquefois, sur la section transversale de l'anneau de charbon qui entoure le moule pierreux central, reconnaître à la loupe, ou tout au moins au microscope, l'existence de coins de bois rayonnants semblables à ceux que l'on constate sur les échantillons silicifiés. Mais les formes à enveloppe charbonneuse épaisse se lient si intimement à celles qui n'ont qu'une mince pellicule de charbon, qu'il paraît impossible de les séparer en groupes distincts, tout au moins lorsqu'on n'a affaire qu'à des empreintes. Peut-être y avait-il entre les unes et les autres quelques différences quant au mode de végétation, certains Calamites ligneux se terminant verticalement à leur partie inférieure, avec des racines verticillées à leurs articulations, et paraissant ainsi avoir vécu sous forme de tiges indépendantes (2),

(1) Weiss *b*.
(2) Grand'Eury *a*.

tandis que chez les Calamites d'apparence herbacée on voit souvent, chez le *Cal. Suckowi* Brongniart notamment, l'une des espèces les plus communes de la flore houillère, les tiges s'incurver horizontalement à leur partie inférieure pour venir s'attacher en plus ou moins grand nombre aux articulations successives, soit de tiges semblables, soit de rhizomes traçants comparables, sauf leur plus grand diamètre, à ceux des *Equisetum* : la longueur des entrenœuds va, dans ce cas, en diminuant régulièrement jusqu'à la base, et la lacune centrale se rétrécissant en même temps peu à peu, les moules d'étuis médullaires qui correspondent à ces bases de tiges incurvées se montrent généralement terminés en pointe conique régulière (fig. 106).

Ces tiges de Calamites présentent parfois à leurs articulations des cicatrices circulaires plus ou moins fortes, vers lesquelles viennent converger plusieurs côtes, et qui correspondent à l'insertion de rameaux, qu'on trouve d'ailleurs encore en place dans quelques cas. La disposition de ces cicatrices est assez variable, et a donné lieu, de la part de Weiss (1), à l'établissement de coupes génériques qu'il n'est pas inutile d'indiquer, bien que la valeur systématique en paraisse quelque peu discutable : dans les *Stylocalamites*, les rameaux sont toujours rares, et leur disposition n'est soumise à aucune règle ; parfois même ils paraissent manquer absolument ; c'est le cas de plusieurs Calamites d'apparence herbacée, tels que le *Cal. Suckowi;* dans les *Calamitina*, les rameaux sont disposés en verticilles réguliers, séparés par un certain nombre d'articulations sans rameaux, et la longueur des entrenœuds varie régulièrement d'un verticille de rameaux au suivant ; enfin, dans les *Eucalamites*, toutes les articulations sont pourvues de cicatrices raméales, alternant de l'une à l'autre ; ces deux derniers types se rencontrent aussi bien sur des tiges ligneuses que

(1) Weiss *b*.

sur des tiges à mince pellicule charbonneuse ; certains *Eucalamites* ont été reconnus pour représenter les tiges ou tout au moins la portion inférieure de tiges portant des rameaux d'*Annularia* : le *Cal. ramosus* Artis a été ainsi trouvé en rapport avec des rameaux feuillés d'*Annul. radiata* Brongniart (sp.).

Quant à la structure interne, elle n'a guère pu être observée que sur des Calamites ligneux, à part quelques fragments de rameaux herbacés, appartenant à des *Annularia* ou à des *Asterophyllites*, et qui ont présenté une constitution à peu près identique à celle des *Equisetum*. Tous ces Calamites ligneux, dont l'organisation a déjà, d'ailleurs, été indiquée plus haut dans ses grandes lignes, ont leur anneau ligneux formé (1) de coins de bois rayonnants, qui partent des lacunes situées à la périphérie de l'étui médullaire central, et alternent régulièrement, sauf quelques dérangements locaux, d'un entrenœud à l'autre, chaque faisceau se bifurquant aux deux extrémités de l'entrenœud pour s'unir aux faisceaux avoisinants des entrenœuds contigus, ainsi que cela a lieu chez les *Equisetum* ; comme chez ceux-ci, le faisceau foliaire se détache du faisceau ligneux de la tige à la partie supérieure d'un entrenœud, au point même où il se bifurque pour s'unir à ceux de l'entrenœud suivant. Sur les échantillons jeunes, la structure est de tout point semblable à celle des *Equisetum* (2), les lacunes qui entourent le vide central étant limitées du côté interne par du tissu cellulaire, et flanquées sur leur bord externe et sur leurs côtés de trachéides rayées, tandis qu'à leur intérieur on observe souvent des débris de trachées spiralées ou annelées représentant le protoxylème ; sur les fragments de tiges un peu plus âgées, on voit au bord de quelques lacunes les éléments vasculaires, plus nombreux, se disposer en files radiales

---

(1) Williamson *a* i, x ; Renault *l, r, q* ; Williamson et Scott a_1.

(2) Hick *a* ; Williamson et Scott a_1.

(fig. 107); puis sur d'autres on observe des coins ligneux bien développés, séparés seulement les uns des autres par des rayons primaires, et divisés eux-mêmes par des rayons médullaires secondaires interposés entre les files rayonnantes de trachéides. Le liber, rarement conservé, est formé de cellules parenchymateuses et de tubes criblés. L'écorce, très rarement conservée aussi, est formée, pour la plus

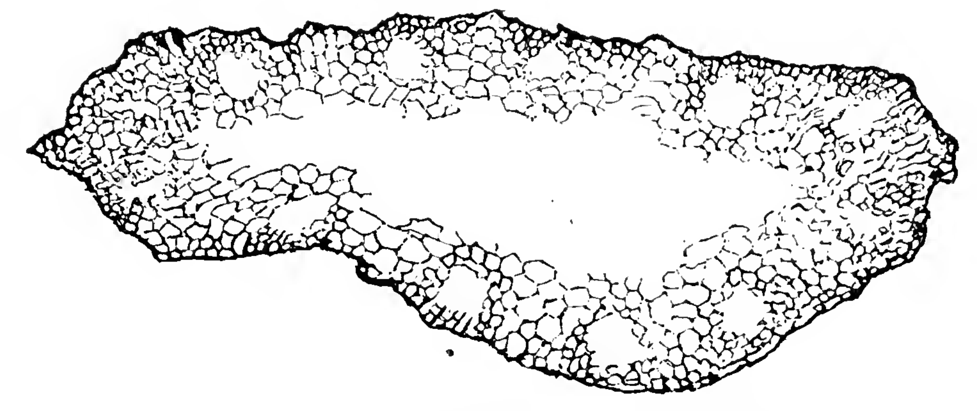


Fig. 107. — Coupe transversale d'une jeune tige d'*Arthropitys*, avec indices de bois secondaire rayonnant sur le bord externe de plusieurs lacunes ; gross. : 40 diam. (d'après Williamson et Scott).

grande partie, de tissu cellulaire, avec bandes longitudinales de fibres hypodermiques ; quelques échantillons ont montré des restes d'assises subéreuses. En général, le rayon primaire interposé entre deux coins de bois présente à sa partie supérieure, immédiatement au-dessous de l'articulation, une lacune radiale, provenant de la destruction d'éléments plus délicats, que Williamson a désignée sous le nom de *canal infranodal*, et qui correspond au mamelon situé sur les empreintes de Calamites herbacés comme sur les moules internes d'étuis médullaires, à la partie supérieure de chaque côte ; sur les uns comme sur les autres, les côtes correspondent, en effet, aux rayons primaires, les sillons marquant dans le premier cas la place d'une lacune longitudinale flanquée d'un faisceau libéroligneux peu développé, et dans le second provenant de l'impression laissée sur le moule interne par les coins de bois, moins compressibles que les rayons qui les séparent. M. Renault a constaté que les racines adventives, quand elles se développaient, étaient en

rapport avec ces lacunes ou ces mamelons, auxquels il a donné le nom d'*organes rhizifères* (1), et que M. E.-C. Jeffrey regarde, dans un travail récent (2), comme les homologues des bourgeons rhizogènes qu'on observe immédiatement au-dessous des nœuds sur les tiges souterraines des *Equisetum ;* toutefois cette assimilation ne saurait être considérée comme positivement établie, et la signification de ces mamelons demeure, en fin de compte, quelque peu indécise.

L'étude détaillée de ces tiges ligneuses de Calamites à

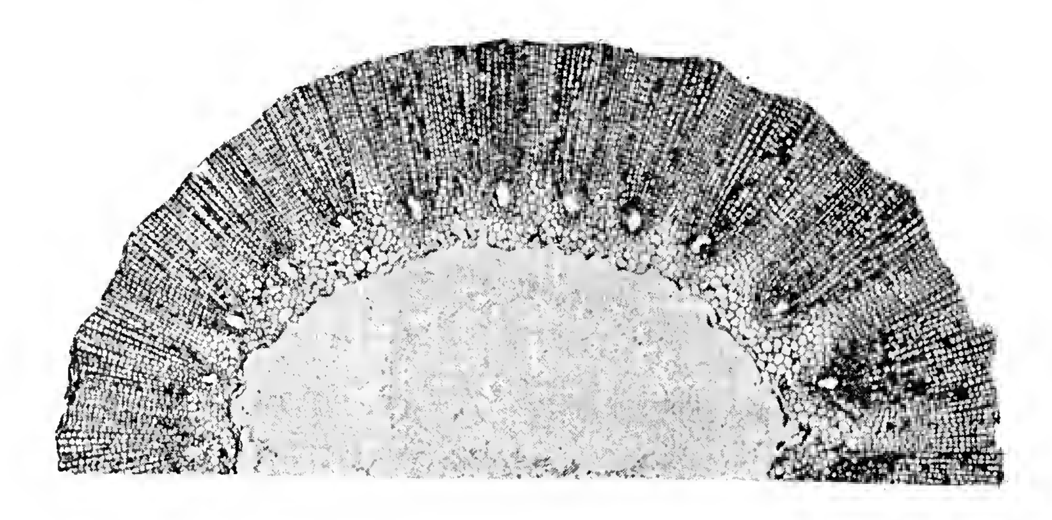


Fig. 108. — *Arthropitys communis* Binney, du Houiller d'Angleterre. Coupe transversale montrant la moitié de l'anneau ligneux; gross. : 10 diam. (d'après Binney).

structure conservée, désignées souvent sous le nom général de *Calamodendrées*, a conduit à distinguer parmi elles trois types génériques : dans le genre *Arthropitys* Gœppert, les rayons primaires interposés entre les coins ligneux sont uniquement formés de tissu parenchymateux (fig. 108) ; les coins ligneux sont constitués par des trachéides rayées, réticulées ou ponctuées, suivant les espèces, les plus voisines de la lacune étant fréquemment rayées, et les suivantes réticulées ou ponctuées ; dans le genre *Arthrodendron* Scott (3) (*Calamopitys* Williamson, *non* Unger), les rayons primaires, souvent peu étendus dans le sens radial, sont

(1) Renault *r*.
(2) Jeffrey *a*.
(3) Seward *g*.

formés de cellules prosenchymateuses, et non parenchymateuses; les trachéides ligneuses sont généralement réticulées; dans le genre *Calamodendron* Brongniart, les rayons primaires sont formés de tissu parenchymateux, mais flanqués de bandes de tissu prosenchymateux interposées entre eux et les coins ligneux (fig. 109); les trachéides ligneuses sont rayées ou réticulées.

Des racines ont été trouvées attachées, sur certains échantillons, à ces tiges à structure conservée (1) : elles se sont

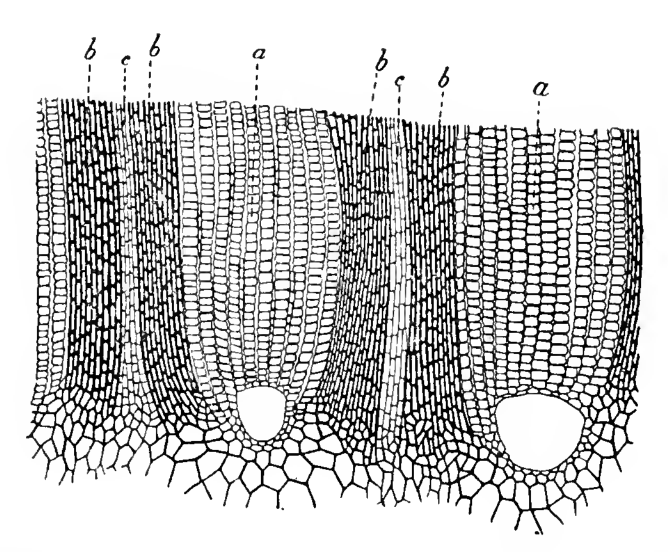


Fig. 109. — *Calamodendron striatum* Cotta (sp.), du Permien d'Autun. Coupe transversale, grossie, montrant deux coins ligneux : *a*, bois secondaire formé de trachéides rayées; *b*, bandes prosenchymateuses; *c*, rayons médullaires primaires (d'après Renault).

montrées formées d'un axe central composé d'une moelle entourée d'un nombre variable de faisceaux de bois primaire centripète, à la périphérie desquels se développe un bois secondaire centrifuge avec rayons médullaires, un rayon assez large se trouvant toujours en regard des premiers éléments du bois primaire centripète, ainsi que cela doit être chez des racines. L'écorce de ces racines, qui avaient été primitivement décrites (2) sous un nom générique particulier (*Astromyelon* Williamson), est pourvue de grandes lacunes allongées dans le sens radial. La constitution de

(1) Renault *r*; Williamson et Scott a_2.
(2) Williamson *a*, IX, XII.

ces organes est d'ailleurs à peu près la même, qu'elles appartiennent à des *Arthropitys* ou à des *Calamodendron*.

Malgré les ressemblances générales de structure de ces tiges de Calamodendrées avec celles des *Equisetum*, leur attribution a donné lieu, à raison du bois secondaire dont elles sont pourvues, à des discussions prolongées : à l'exemple de Brongniart et de Gœppert, M. Renault les a longtemps considérées comme des Gymnospermes plus ou moins rapprochées des Gnétacées, interprétant comme des grains de pollen plutôt que comme des microspores les petits corps groupés

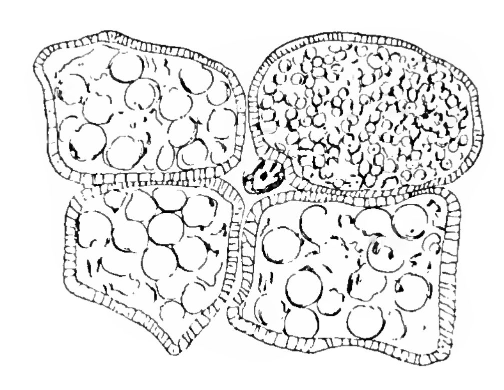


Fig. 110. — *Calamostachys Casheana* Williamson, du Houiller d'Angleterre. Coupe transversale de quatre sporanges fixés à un même sporangiophore, et renfermant, l'un des microspores, les trois autres des macrospores; gross. : 15 diam. (d'après Williamson et Scott).

en tétrades trouvés dans certains épis que la constitution de leur axe faisait reconnaître comme appartenant à des Calamites ligneux; la majorité des paléobotanistes, d'accord avec Williamson et Weiss, voyait au contraire en elles des Cryptogames vasculaires étroitement alliées aux Équisétinées. La question ne semble plus discutable aujourd'hui, tout au moins en ce qui regarde les *Arthropitys*, des épis du type *Calamostachys*, trouvés dans le terrain houiller d'Angleterre, ayant offert (1), avec un axe à constitution d'*Arthropitys*, des sporanges à macrospores et des sporanges à microspores réunis les uns à côté des autres, tantôt dans des verticilles contigus, tantôt dans un même verticille, et parfois attachés à un même sporangiophore (fig. 110). M. Renault a,

(1) Cash *a* ; Williamson et Scott a_1.

d'ailleurs, reconnu lui-même (1) des microspores groupées en tétrades et des macrospores dans des épis du type *Macrostachya*, encore attachés à des tiges dont le bois, transformé en houille, présente les caractères du bois d'*Arthropitys*.

Quant au genre *Calamodendron*, un épi qui paraît lui appartenir par la structure de son axe ligneux, et dont la constitution est de tout point conforme à celle des *Calamostachys*, a offert à M. Renault des tétrades qui diffèrent de celles des microspores d'*Arthropitys* par la forme sphérique plutôt que tétraédrique de leurs grains, lesquels se montrent en outre divisés en plusieurs cellules, et par la présence d'une membrane enveloppant chaque tétrade (2); des tétrades semblables ayant été rencontrées par lui dans des graines de *Gnetopsis*, il présume qu'il s'agit là de grains de pollen, plutôt que de microspores. Mais, outre que les affinités des *Calamodendron* et des *Arthropitys* sont trop étroites pour qu'on puisse admettre qu'ils diffèrent aussi profondément les uns des autres, la segmentation des grains, constatée, d'ailleurs, sur des spores de Botryoptéridées, ne constitue pas plus un caractère phanérogamique que cryptogamique, et la présence de ces tétrades ou de tétrades semblables dans la chambre pollinique de certaines graines ne prouve pas nécessairement qu'elles aient été aptes à en produire la fécondation (3). Il est à souhaiter néanmoins que de nouvelles découvertes permettent d'élucider plus complètement la constitution des appareils reproducteurs des *Calamodendron*.

Bien qu'on ne puisse raccorder avec certitude les types connus par leur structure et ceux observés sous forme

---

(1) RENAULT *q*3.

(2) RENAULT *r*, *q*3.

(3) Il n'est peut-être pas inutile de rappeler, à l'appui de cette observation, que M. Hirasé n'a observé parfois, dans la chambre pollinique du *Ginkgo biloba*, que des grains de pollen appartenant à d'autres plantes, à des Pins notamment (HIRASÉ *a*, p. 108).

d'empreintes, le mode de ramification des *Arthropitys*, dont la plupart paraissent avoir porté de distance en distance des verticilles de rameaux, conduit à les regarder comme correspondant, au moins en partie, aux *Calamitina*; quant aux *Calamodendron*, ils auraient eu, d'après M. Grand'Eury (1), une ramification irrégulière, et reproduiraient en empreintes le type des *Stylocalamites*; mais là également des observations plus complètes seraient fort désirables.

Les *Calamites* se rencontrent soit en empreintes, soit avec leur structure conservée, depuis le Dévonien, tout au moins depuis la région supérieure du Dévonien moyen, jusque dans le Permien; mais c'est dans la formation houillère qu'ils sont le plus fréquents.

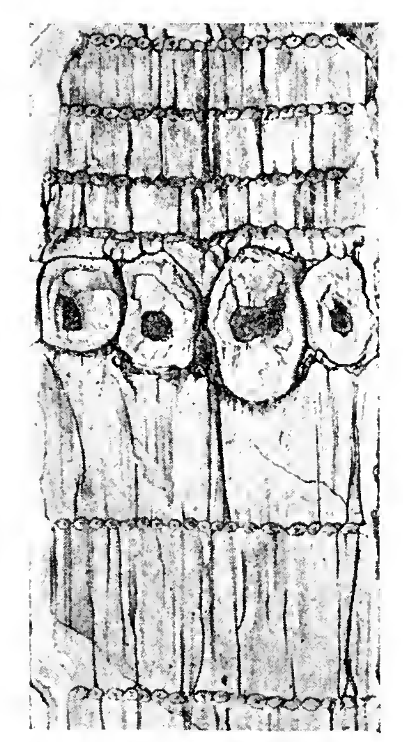


Fig. 111. — *Calamophyllites Gœpperti* Ettingshausen (sp.), du Houiller. Fragment de tige avec cicatrices foliaires et cicatrices raméales; réduit aux 2/3 de grand. nat. (d'après Weiss).

Genre *Calamophyllites* Grand'Eury. — M. Grand'Eury a distingué sous ce nom générique les tiges de Calamites encore munies de feuilles linéaires à leurs articulations, ou montrant tout au moins les cicatrices laissées par ces feuilles (fig. 111); ces cicatrices sont elliptiques, plus larges que hautes, tantôt contiguës, tantôt espacées, munies d'une cicatricule médiane correspondant au passage du faisceau libéroligneux. Les feuilles, simples, sont indépendantes; peut-être étaient-elles d'abord partiellement soudées, et se séparaient-elles par fissuration. Ces tiges, à surface tantôt lisse, tantôt costulée, auxquelles correspondent une partie au moins des *Calamitina*, portaient de distance en distance des verticilles de rameaux, qui ont laissé, en se détachant, des

(1) Grand'Eury c.

cicatrices raméales situées immédiatement au-dessus des cicatrices foliaires. Les rameaux trouvés en rapport avec elles sont des rameaux d'*Asterophyllites*.

Le genre *Calamophyllites* se rencontre à divers niveaux du Houiller et du Permien.

Genre *Asterocalamites* Schimper (*Bornia* Auct., *non* Sternberg ; *Archæocalamites* Stur). — Ce genre, propre au Dévonien et au Culm, ne diffère des *Calamites* proprement dits, qu'en ce que les côtes longitudinales des articles successifs n'alternent pas aux articulations et sont habituellement dépourvues de mamelons à leur sommet; on observe en général une cicatrice ponctiforme à l'intersection de chaque sillon avec l'articulation. Ces cicatrices correspondent aux feuilles, qui, trouvées encore en place sur quelques échantillons (1), se montrent divisées par plusieurs dichotomies successives en longues lanières presque filiformes (fig. 112).

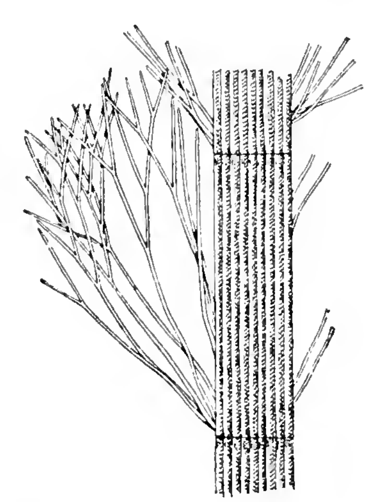


Fig. 112. — *Asterocalamites scrobiculatus* Schlotheim (sp.), du Culm. Fragment de tige feuillée, réduit à 1/2 grandeur naturelle (d'après Stur).

Des échantillons à structure conservée ont offert à M. Renault (2) une constitution voisine de celle des *Arthropitys*, à savoir des coins de bois rayonnants pourvus d'une lacune à leur origine, et formés de trachéides ponctuées ; mais ces coins n'alternent pas d'un entrenœud à l'autre, tout en s'unissant à chaque articulation par des bandes obliques de trachéides ; en outre, ils se soudent presque immédiatement les uns aux autres par leurs bords latéraux, au lieu de demeurer séparés par des rayons médullaires primaires un peu étendus.

---

(1) Stur *a*.
(2) Renault *r*.

Les épis fructificateurs sont formés (1) d'une longue série de verticilles consécutifs de sporangiophores, interrompue de distance en distance par une articulation transversale portant un verticille de bractées stériles bifurquées en lanières filiformes. Les sporangiophores, dont chacun porte quatre sporanges, sont disposés en files longitudinales continues, n'alternant ni d'un verticille à l'autre, ni d'un entrenœud au suivant.

Le genre *Autophyllites* Grand'Eury, observé dans le Stéphanien, où il est, d'ailleurs, fort peu répandu, se rapproche du genre *Asterocalamites* par ses feuilles assez souvent bifurquées (2) ; mais les côtes alternent à chaque articulation, les feuilles, moins étroites, sont légèrement soudées en collerette à leur base, et les épis, grêles et courts, sont exclusivement composés de verticilles fertiles.

Genre *Asterophyllites* Brongniart. — Ce genre comprend les rameaux feuillés, à articulations munies de feuilles linéaires uninerviées, indépendantes, et généralement dressées. En général, ces rameaux sont munis de ramules distiques, opposés par paires à chaque articulation, munis de feuilles semblables à celles du rameau dont ils dépendent, mais plus courtes (fig. 113).

Ces ramules sont parfois transformés, soit tout entiers, soit dans leur région supérieure, en épis fructificateurs, constitués, suivant les espèces, sur le type *Calamostachys* ou sur le type *Palæostachya*.

Les *Asterophyllites*, rencontrés déjà dans le Dévonien, abondants surtout dans le Houiller et le Permien, ont été trouvés quelquefois en rapport avec des empreintes de *Calamophyllites ;* le plan dans lequel s'étalent leurs ramules

(1) Kidston *a*.
(2) Grand'Eury *c*.

était, apparemment, perpendiculaire au plan passant par l'axe de la tige et par celui du rameau. Une partie au moins des *Asterophyllites* doivent correspondre aux *Arthropitys*.



Fig. 113. — *Asterophyllites equisetiformis* Schlotheim (sp.) du Houiller. Fragment de rameau avec ramules feuillés ; réduit aux 2/3 de grand. nat. (d'après Steininger).

M. Grand'Eury a distrait de ce genre (1), pour les comprendre sous le terme générique de *Calamocladus* Schimper (*em.*), des rameaux feuillés constitués un peu différemment, qu'il rapporte aux *Calamodendron* ; ils se distinguent

(1) Grand'Eury *c*.

par leur ramification irrégulière, leurs ramules étant le plus souvent isolés aux articulations et dirigés dans des plans différents ; leurs feuilles, parfois légèrement soudées entre elles à leur base, sont, sinon plurinerviées, du moins munies de fines stries longitudinales assez rapprochées. Les épis fructificateurs trouvés en rapport avec eux sont souvent uniquement formés de verticilles fertiles, sans interposition de bractées stériles; sur quelques-uns de ces épis, les sporangiophores semblent porter des sporanges en nombre supérieur à quatre, comme cela a lieu chez les *Equisetum*.

Genre *Annularia* Sternberg. — Ce genre est établi, comme le genre *Asterophyllites,* pour des rameaux feuillés, à ramules distiques, mais il diffère de celui-ci parce que les feuilles, parfois soudées à leur base en une étroite collerette annulaire, sont toutes étalées dans le même plan que les ramules, au lieu d'être dressées tout autour des axes auxquels elles appartiennent. Ces feuilles, généralement lancéolées ou spatulées plutôt que linéaires, sont souvent sensiblement inégales dans un même verticille, les feuilles latérales étant dans ce cas plus longues que les feuilles antérieures et postérieures, ou parfois que les feuilles antérieures seulement; enfin les ramules, au lieu de demeurer simples, sont quelquefois eux-mêmes ramifiés, pourvus de ramuscules distiques, étalés toujours dans le même plan (fig. 114).

Cet étalement de tous les organes dans un seul et même plan a donné lieu de penser que les rameaux des *Annularia* étaient flottants ; cependant ces rameaux ont été trouvés en rapport avec des tiges dressées, — ceux de l'*Ann. radiata* Brongniart, du Westphalien, notamment, avec les tiges d'un Calamite du type *Eucalamites*, le *Cal. ramosus* Artis, — qui portaient nécessairement les rameaux de leurs articulations successives à des hauteurs différentes. De plus, les épis, qu'on peut penser avoir dû être émergés, se sont montrés, du moins chez l'*Ann. stellata* Schlotheim (sp.), l'une des

espèces les plus communes du Stéphanien, attachés non sur les rameaux, mais sur les articulations de très grosses tiges et disposés en verticille tout autour (1). Il y a donc lieu de douter que les rameaux des *Annularia* aient été réellement étalés sur l'eau plutôt que dans l'air.

Les tiges de quelques-unes des espèces de ce genre ont été trouvées munies à leurs articulations de feuilles soudées en gaine sur une certaine hauteur, et présentant ainsi les caractères des *Equisetites*.

Quant aux épis de fructification, tous ceux qui ont été observés, appartenant à plusieurs espèces, sont du type *Calamostachys*, avec les verticilles fertiles et les verticilles stériles alternant à distances égales ; parmi eux, ceux de l'*Ann. stellata* ont été rencontrés silicifiés, et ont offert des microsporanges dans leur région supérieure, avec des macrosporanges à leur base (2).

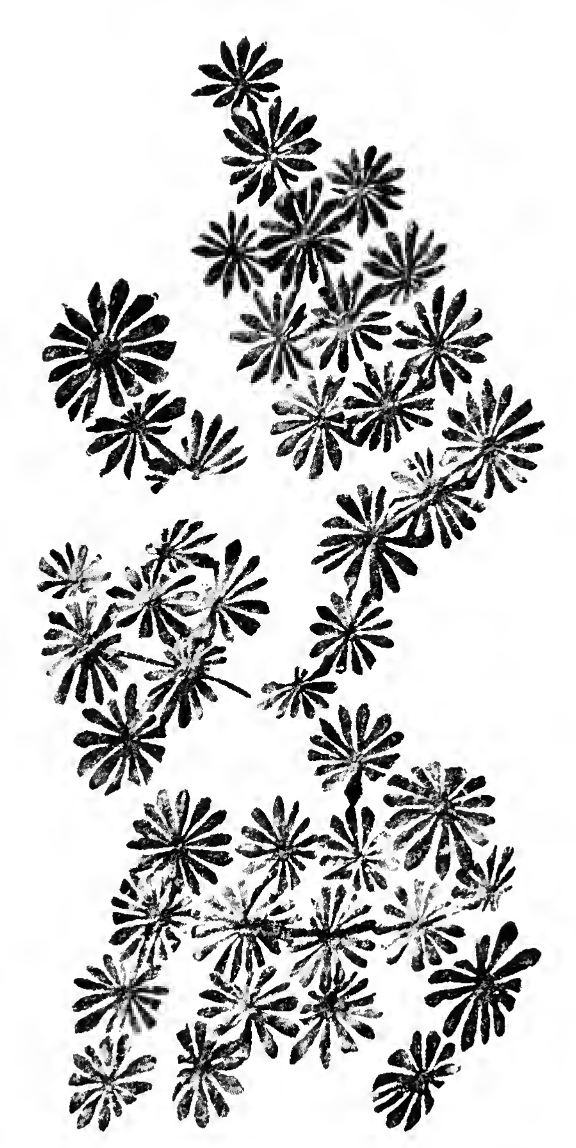


Fig. 114. — *Annularia sphenophylloides* Zenker (sp.), du Houiller. Fragments de rameaux et ramules feuillés ; grand. nat.

Le genre *Annularia* a été observé dans le Dévonien, et on l'a même signalé dans le Silurien, mais d'après des échantillons dont l'interprétation paraît quelque peu douteuse ; il abonde dans le Houiller et le Permien.

Genre *Phyllotheca* Brongniart. — Ce genre a été établi pour les Équisétinées fossiles à feuilles linéaires libres sur

(1) Renault *l.*

(2) Renault *g, r.*

une certaine longueur, mais soudées à leur base sur une hauteur plus ou moins considérable en une gaine tantôt étroitement appliquée autour de la tige, tantôt affectant la forme d'un entonnoir plus ou moins ouvert.

Il a été longtemps considéré comme ayant appartenu en propre, durant la période permocarbonifère, à la région australo-indienne, et comme ayant eu son développement maximum à l'époque jurassique ; mais il a été trouvé récemment en Asie Mineure dans des dépôts houillers renfermant la flore westphalienne normale, et il faut probablement, d'autre part, rapporter au Permien plutôt qu'au Jurassique les gîtes charbonneux de l'Altaï et de la Tongouska Inférieure dans lesquels il se montre particulièrement varié (1). Le genre *Phyllotheca* serait alors surtout paléozoïque, bien qu'ayant persisté quelque temps durant la période secondaire, ses espèces les plus récentes ayant été trouvées dans l'Oolithe nférieure, les unes en Italie, les autres en Sibérie ; mais il paraît douteux qu'il soit bien homogène, quelques-unes ides espèces qui lui ont été rapportées paraissant avoir des affinités bien différentes. C'est ainsi, tout d'abord, que l'espèce westphalienne d'Asie Mineure, *Phyl. Rallii* Zeiller (fig. 115), se rapprocherait surtout des *Annularia*, et en particulier de l'*Ann. radiata*, tant par ses épis de fructification que par le mode de ramification de sa tige, constituée comme le *Calamites ramosus* (2). Certains rameaux feuillés du Stéphanien du Gard, qui par la soudure de leurs feuilles devraient être classés comme *Phyllotheca*,

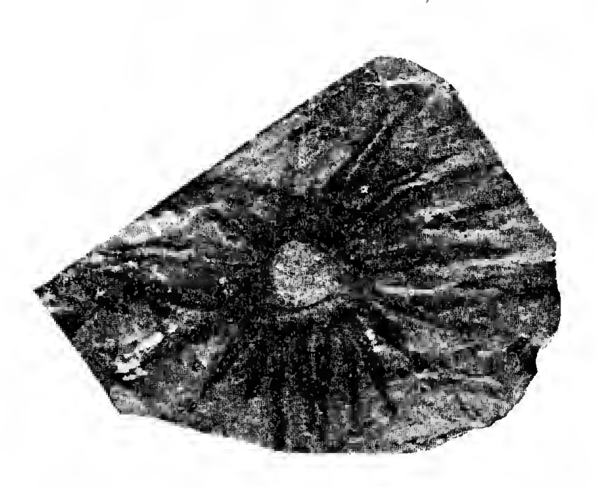


Fig. 115. — *Phyllotheca Rallii* Zeiller, du Westphalien d'Asie Mineure. Gaine foliaire appartenant à un rameau, grand. nat.

(1) Schmalhausen *a* ; Zeiller *r*.

(2) Zeiller *y*.

ont paru, d'autre part, à M. Grand'Eury se rattacher aux *Calamocladus* et ont été désignés par lui (1) sous le nom de *Calamocladus frondosus*. Enfin, le *Phyl. deliquescens* Gœppert (sp.), de la Tongouska Inférieure, a offert (2) des fructifications formées de sporangiophores à plusieurs sporanges, disposés en verticilles sur des entrenœuds pourvus à leurs extrémités de gaines foliaires semblables à celles des rameaux stériles (fig. 116), se montrant ainsi beaucoup plus comparable à certaines

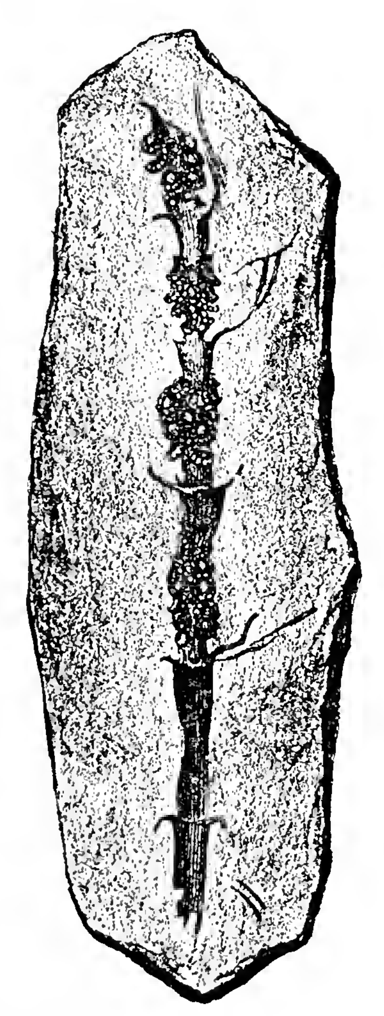


Fig. 116. — *Phyllotheca deliquescens* Gœppert (sp.), du Permien de Sibérie. Rameau fertile, grand. nat. (d'après Schmalhausen).

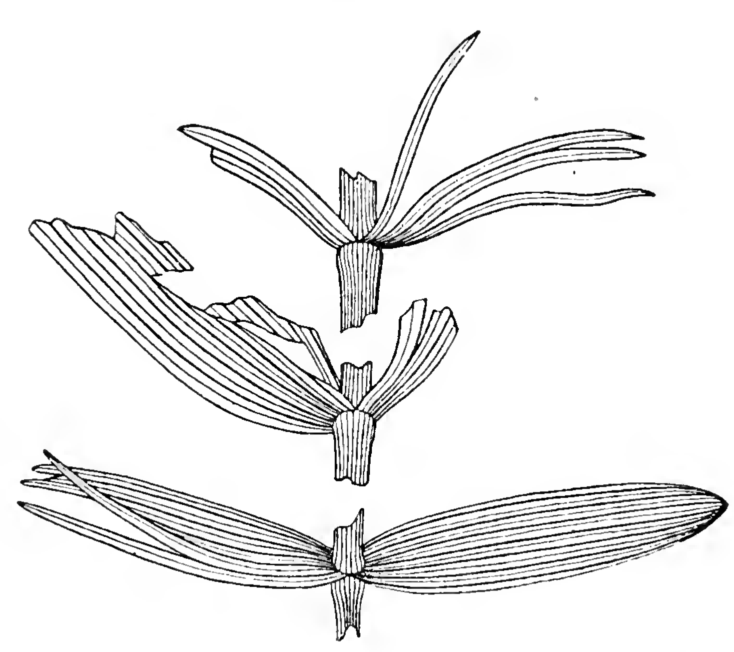


Fig. 117. — *Schizoneura gondwanensis* Feistmantel, du Permotrias de l'Inde. Fragments de tiges ou de rameaux feuillés, réduits à 1/2 grand. nat. (d'après Feistmantel).

formes anomales d'*Equisetum* (3) qu'à son congénère du Westphalien.

Le caractère sur lequel le genre est fondé est, il est vrai, d'importance fort contestable, comme beaucoup de ceux qu'on est réduit à employer, au moins provisoirement, en paléobotanique, et il est fort possible que les espèces qui y

(1) Grand'Eury *c*.

(2) Schmalhausen *a*.

(3) Potonié *e*.

ont été rangées appartiennent à plusieurs types bien distincts par les caractères de leur appareil fructificateur ; mais la plupart d'entre elles, et en particulier celles du Jurassique, n'ont pas encore été rencontrées à l'état fertile.

Genre *Schizoneura* Schimper et Mougeot. — Ce genre, rencontré dans le Permotrias de l'Inde et dans le Trias de l'Europe (1), comprend des tiges équisétoïdes de taille médiocre, à longues feuilles linéaires soudées d'abord en gaines sur toute leur longueur, puis se séparant en tout ou en partie les unes des autres, mais demeurant parfois soudées en deux groupes qui forment alors comme deux feuilles opposées (fig. 117).

On ne connaît le mode de fructification d'aucune des espèces de ce genre.

ÉPIS FRUCTIFICATEURS ISOLÉS

On trouve souvent les épis fructificateurs des Equisétinées à l'état isolé, soit avec leur structure conservée, soit sous forme d'empreintes : ils sont reconnaissables dans ce dernier cas à leur axe articulé, muni de bractées stériles ou de sporangiophores, disposés en verticilles ; les bractées alternent d'un verticille à l'autre.

On a désigné sous le terme générique de *Volkmannia* Sternberg les empreintes d'épis détachés des Equisétinées paléozoïques ; mais on peut, dans beaucoup de cas, reconnaître sur les empreintes la disposition des sporangiophores et s'assurer si l'on a affaire au genre *Calamostachys* ou au genre *Palæostachya*. Les caractères distinctifs de ces deux types génériques ont été indiqués plus haut. Chez l'un comme chez l'autre les bractées stériles sont le plus souvent soudées les unes aux autres sur une certaine étendue, puis

(1) Schimper et Mougeot *a* ; O. Feistmantel *a*.

indépendantes, et en nombre double de celui des sporangiophores. Chacun de ceux-ci est parcouru par un faisceau vasculaire qui se divise au sommet en deux branches horizontales, lesquelles se bifurquent elles-mêmes presque immédiatement, un faisceau aboutissant à la base de chacun des quatre sporanges. La paroi de ceux-ci est formée d'une seule assise de cellules allongées, à bords plissés, s'engrenant les unes avec les autres.

Dans plusieurs de ces épis ont été trouvées, comme il a déjà été dit, des macrospores et des microspores; quelques-uns cependant paraissent isosporés, différents échantillons, spécifiquement identiques, ayant tous montré des spores d'une seule sorte.

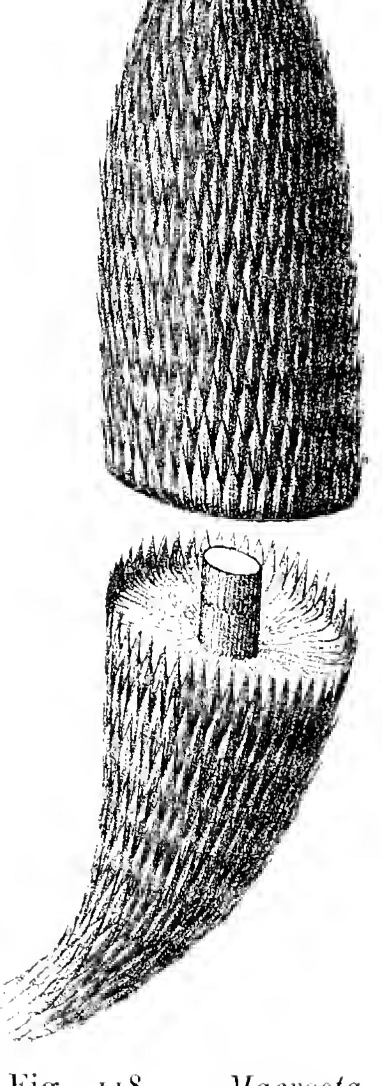


Fig. 118. — *Macrostachya carinata* Germar (sp.), du Stéphanien. Épi de fructification, réduit aux 3/4 de grand. nat. (d'après Grand'Eury).

Genre *Macrostachya* Schimper. — Un autre type d'épis est celui pour lequel a été créé ce nom générique : ce sont de larges épis, formés de verticilles alternants, imbriqués, de bractées d'abord soudées en un disque continu, puis redressées en une longue pointe uninerviée (fig. 118).

Ces épis, recourbés à leur base, ont été trouvés attachés directement à la surface de troncs du type des *Calamophyllites* (1), portant de distance en distance des verticilles de grosses cicatrices, les unes correspondant à des rameaux feuillés, les autres, plus fortes, aux épis, ces verticilles de rameaux stériles et de rameaux fertiles alternant régulièrement. M. Renault a reconnu sur ces troncs, qui paraissent

(1) Renault *l.*

avoir porté des rameaux d'Astérophyllites, un bois constitué comme celui des *Arthropitys*, et a pu, ainsi qu'il a été indiqué plus haut, constater (1) la présence de macrosporanges et de microsporanges entre les bractées de ces épis, mais sans pouvoir déterminer leur disposition ni leur mode d'attache.

Le genre *Macrostachya* se rencontre dans le Houiller et le Permien.

GENRES D'AFFINITÉS COMPLEXES

Je place ici, à la suite des Équisétinées, mais sans les leur rattacher, deux genres d'affinités complexes, qui semblent se rapprocher, d'une part des plantes de cette classe, d'autre part des Sphénophyllées.

Le genre *Cingularia* Weiss, connu seulement du Westphalien de la Sarre (2), est constitué par des rameaux articulés, à longues feuilles linéaires aiguës, libres jusqu'à la base, avec des épis fructificateurs formés de verticilles alternativement stériles et fertiles. Les bractées stériles sont à peu près semblables aux feuilles, mais elles sont soudées en disque ou en entonnoir sur la moitié environ de leur longueur ; les bractées fertiles, plus courtes, et totalement différentes des sporangiophores habituels des Equisétinées, sont situées immédiatement au-dessous des bractées stériles et en partie soudées à elles (3), affectant la forme de lames cunéiformes, tronquées au sommet, et soudées latéralement les unes aux autres sur une certaine étendue ; leur partie libre, plus ou moins profondément bilobée par une incision radiale, porte à sa face inférieure quatre sporanges pendants, contigus les uns aux autres, deux en dehors et deux en dedans (fig. 119).

(1) Renault *q3*.
(2) Weiss *b*.
(3) Fischer *a*.

Il est douteux que ces bractées alternent d'un entrenœud à l'autre, et l'on peut se demander si le genre *Cingularia*, généralement classé parmi les Équisétinées, ne devrait pas être rapproché plutôt des Sphénophyllées ; seulement les bractées fertiles sembleraient ici être des lobes dorsaux, et non pas ventraux, des bractées stériles. Il est, d'ailleurs,

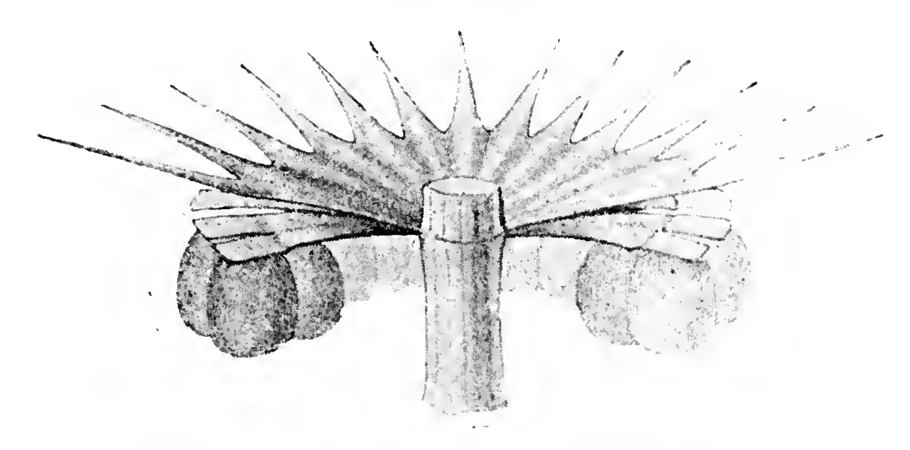


Fig. 119. — *Cingularia typica* Weiss, du Westphalien de la Sarre. Vue schématique d'une portion d'épi, grossie environ 2 fois (d'après Weiss).

impossible, en l'absence de tout renseignement sur la constitution anatomique, d'émettre une opinion raisonnée sur la place à attribuer à ce genre, qu'il m'a paru utile de mentionner, malgré sa rareté, à raison même de la singularité de ses caractères.

Genre *Cheirostrobus* Scott. — Ce genre a été établi récemment pour un cône à structure conservée, d'un diamètre de $3^{cm},5$, provenant du Carbonifère inférieur d'Écosse (1) : il présente une série de verticilles successifs, alternativement stériles et fertiles, ces derniers composés de sporangiophores peltés naissant immédiatement au-dessus de la base des bractées stériles, et portant chacun quatre sporanges, disposition qui rappelle tout à fait celle des *Palæostachya* ; mais ici les sporangiophores sont en nombre égal à celui des bractées stériles, superposés à elles, et ces bractées n'alternent pas d'un verticille à l'autre ; les sporanges,

(1) Scott *b*.

au lieu d'être globuleux ou ovoïdes, sont tubuleux, allongés parallèlement à l'axe du sporangiophore. Ils ne renferment qu'une seule sorte de spores.

Quant à la structure, elle est toute différente de celle des Équisétinées : l'axe du cône est plein, formé d'une stèle de bois primaire présentant à la périphérie douze arêtes longitudinales proéminentes, correspondant à autant de cordons trachéens qui courent parallèlement les uns aux autres, et d'où partent les faisceaux qui se rendent aux bractées ; ce bois primaire est formé de trachéides ponctuées à ponctuations aréolées, plurisériées ; il n'y a pas de bois secondaire dans l'axe du cône, mais le pédoncule est pourvu d'une zone annulaire étroite de bois secondaire, formé de files radiales de trachéides scalariformes, avec interposition de rayons médullaires.

Les bractées sont soudées trois par trois à leur base, chaque groupe représentant en réalité une bractée unique à limbe tripartite ; il en est de même des sporangiophores qui leur correspondent et qui, à leur base, sont en outre soudés aux bractées (fig. 120) : à chacun de ces groupes correspond un faisceau vasculaire qui, avant de s'échapper de l'axe, se divise d'abord en trois branches dans le sens tangentiel ; puis la branche médiane, plus importante, se divise en deux dans un plan radial, la branche inférieure et les deux premières branches latérales formant les nervures du limbe bractéal tripartite ; la branche supérieure se divise ensuite à son tour dans le sens tangentiel en trois branches, qui se rendent dans les sporangiophores ; il y a ainsi, à chaque verticille, 36 segments foliaires, dont chacun se bifurque en deux pointes dressées verticalement, et 36 sporangiophores.

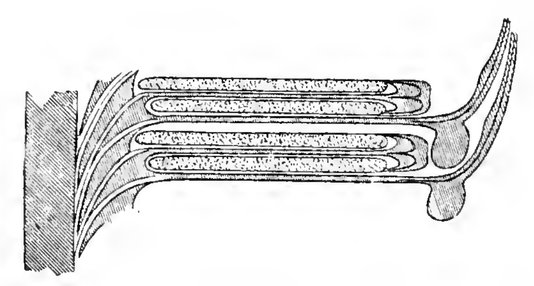


Fig. 120. — *Cheirostrobus pettycurensis* Scott, du Culm d'Angleterre. Coupe longitudinale schématique d'un épi de fructification, grossie 2 fois (d'après Scott).

Ceux-ci représentent évidemment, comme chez les *Sphenophyllum*, des lobes ventraux des bractées, et la constitution de l'axe se rapproche également de celle des tiges de *Sphenophyllum*, sauf que les groupes trachéens sont beaucoup plus nombreux. En coupe transversale, cet axe ressemble plutôt à un axe de *Lepidodendron*, mais les cordons trachéens, au lieu d'être dirigés obliquement et de s'anastomoser en réseau comme dans ce dernier genre, sont verticaux et indépendants ; la division palmatifide des bractées rappelle aussi les *Sphenophyllum*, bien que chez ceux-ci les cordons libéroligneux se divisent toujours en deux branches, et non pas en trois.

On ne peut toutefois, quelque marquées que soient ces analogies, affirmer qu'il s'agisse ici d'une Sphénophyllée, étant donné d'une part qu'on ne sait rien de l'appareil végétatif, et d'autre part que les ressemblances avec les Equisétinées, en ce qui regarde la constitution des sporangiophores et la disposition des sporanges, sont loin d'être négligeables. Peut-être faut-il voir dans ce type singulier le représentant d'un groupe intermédiaire entre ces deux classes, et l'indice, en ce qui les concerne, d'une origine commune ; mais on ne peut, dans l'état actuel de nos connaissances, faire à cet égard que des hypothèses.

LYCOPODINÉES

Les Lycopodinées fossiles peuvent être divisées en deux groupes : le premier, comprenant des formes génériquement identiques ou du moins alliées de très près aux plantes actuelles de cette classe, compte des représentants, peu nombreux d'ailleurs, à presque tous les niveaux géologiques, depuis les plus anciens jusqu'aux plus récents ; le second est composé de types éteints, remarquables, pour la plupart, par leur développement arborescent, et par la présence

fréquente dans leurs tiges, liée sans doute à ce développement même, d'un bois secondaire susceptible d'atteindre une épaisseur notable ; ces types éteints ont joué un rôle important dans la flore paléozoïque, et semblent avoir définitivement disparu dès le début de la période secondaire ; sans pouvoir être rattachés directement à aucun des groupes dont la réunion constitue aujourd'hui la classe des Lycopodinées, ils offrent avec plusieurs d'entre eux des affinités assez étroites pour que leur attribution à cette classe ne puisse soulever de difficultés.

Le premier groupe comprend tout d'abord, réunis sous le nom générique de *Lycopodites* Brongniart, des rameaux herbacés, assimilables par leurs caractères extérieurs, soit aux *Lycopodium*, soit aux *Selaginella*, les uns offrant des feuilles aciculaires, parfois à limbe ovale-lancéolé, toutes semblables, disposées en hélice autour de l'axe qui les porte, les autres des feuilles tétrastiques, dimorphes, celles des deux rangées postérieures plus grandes et plus étalées que celles des deux rangées antérieures, comme cela a lieu chez les Sélaginelles. Le premier de ces deux types se rencontre déjà dans le Dévonien, et quelques échantillons ont offert à la base de feuilles, soit normales, soit modifiées et groupées en épis, des corps ovales ou globuleux qui ne peuvent être regardés que comme des sporanges (1) ; le second se montre dans le Westphalien, et tous deux se continuent, fort clairsemés du reste, jusque dans le Tertiaire. Dans l'impossibilité où l'on est, en général, de s'assurer s'il s'agit de formes isosporées ou hétérosporées, on s'est abstenu de dénominations génériques plus précises.

J'ai pu cependant constater l'hétérosporie de certains épis du Stéphanien de Blanzy, portés à l'extrémité de rameaux à feuilles étalées latéralement et rappelant les Sélaginelles,

---

(1) Penhallow *b* ; Kidston *b*.

le traitement de leurs sporanges par les réactifs oxydants m'ayant permis de reconnaître des macrospores dans ceux de la base, et des microspores dans les autres. Il s'agit donc là d'un type infiniment voisin du genre *Selaginella*, mais qui pourtant ne semble pas pouvoir lui être formellement identifié, les macrosporanges de ces épis renfermant un nombre de macrospores notablement supérieur à celui qu'on observe chez les Sélaginelles, où l'on n'en compte normalement que quatre dans chaque macrosporange.

De son côté M. C.-E. Bertrand a décrit (1) sous le nom générique de *Miadesmia* de grêles rameaux du Houiller d'Angleterre à structure conservée, munis d'un faisceau bipolaire, portant de petites feuilles tétrastiques pourvues d'une ligule, et offrant ainsi tous les caractères des *Selaginella* ; toutefois, les organes fructificateurs n'ayant pas été rencontrés, l'identité générique ne saurait être positivement affirmée.

On ne peut donc, quant à présent, conclure qu'à une affinité très étroite entre ces formes anciennes et les Sélaginelles actuelles, et il est de même impossible de rien affirmer quant à l'attribution au genre *Lycopodium* des spécimens de la flore paléozoïque qui paraissent susceptibles de lui appartenir, du moins tant que leur isosporie n'aura pas été nettement établie ; mais il est permis de penser que ces deux genres *Selaginella* et *Lycopodium*, dont la présence dans les formations secondaires et tertiaires ne donne lieu à aucun doute, doivent tout au moins, s'ils ne remontent pas eux-mêmes jusqu'aux temps paléozoïques, descendre directement des types anciens qui offrent avec eux des ressemblances si marquées.

Le genre *Isoetes* L. a été rencontré, nettement reconnaissable, dans le Tertiaire et jusque dans l'Infracrétacé (2), et

(1) Bertrand *d*.
(2) Saporta *p*.

peut-être faudrait-il lui rattacher purement et simplement le genre *Isoetopsis* Saporta (fig. 121), de l'Oligocène inférieur de Provence (1), qui ne se distingue que par l'avortement du limbe des feuilles fertiles, réduites à leur gaine, convertie en écaille.

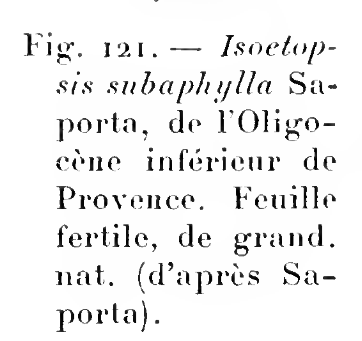


Fig. 121. — *Isoetopsis subaphylla* Saporta, de l'Oligocène inférieur de Provence. Feuille fertile, de grand. nat. (d'après Saporta).

Enfin, il faut mentionner en dernier lieu, l'attribution en étant des plus douteuses, quelques empreintes, les unes du Houiller, les autres du Tertiaire, qui ont été rapprochées des *Psilotum* sous les noms de *Psilotites* Goldenberg ou de *Psilotopsis* Heer, mais dont les caractères sont trop indécis pour qu'il y ait lieu de s'y arrêter.

Le groupe, beaucoup plus important, des Lycopodinées paléozoïques arborescentes, se compose de plusieurs genres, qui peuvent être répartis en deux sections principales, les Lépidodendrées et les Sigillariées. Chez les unes comme chez les autres, à en juger tout au moins d'après les quelques types différents dont on a pu étudier la structure, le système libéroligneux de la tige est constitué par un bois primaire à développement centripète formé de trachéides scalariformes, le plus souvent entouré, du moins chez les tiges et les rameaux âgés, d'un anneau plus ou moins épais de bois secondaire formé également de trachéides scalariformes. L'écorce, souvent lacuneuse dans sa région interne, est formée en dehors, tantôt d'une zone subéreuse continue, tantôt de bandes radiales sinueuses de sclérenchyme mutuellement anastomosées, et de tissu parenchymateux remplissant les mailles du réseau ; les écorces de ce dernier type sont habituellement désignées sous le terme générique de *Dictyoxylon*. Les feuilles, parfois très longues, et dimi-

(1) Saporta *k*.

nuant de taille à mesure que se réduit le diamètre de l'axe qui les porte, sont généralement formées de deux parties, un limbe longuement aciculaire, plus ou moins rapidement caduc, et une base élargie, constituant un coussinet qui fait corps avec l'écorce, mais qui doit être considéré comme dépendant de la feuille, à raison de la présence sur son bord supérieur, immédiatement au-dessus de l'insertion du limbe caduc, d'une ligule charnue, de tout point comparable à celle qui existe à la base des feuilles des *Selaginella* et des *Isoetes*. Ce coussinet est marqué, après la chute de la partie libre de la feuille, d'une cicatrice à contour rhomboïdal ou hexagonal, correspondant à la base d'attache du limbe foliaire, à l'intérieur de laquelle se voient trois cicatricules, généralement rapprochées sur une même ligne horizontale, et dont la médiane, en forme de barre ou d'arc concave vers le haut, correspond au faisceau foliaire, tandis que les deux latérales correspondent à deux cordons de tissu parenchymateux formé de cellules à parois minces, qui prennent naissance dans l'écorce et accompagnent le faisceau foliaire jusqu'à sa sortie. Ces cordons, parfois lacuneux, paraissent être en rapport avec un tissu semblablement constitué qui avoisine dans la feuille les ouvertures stomatiques, groupées suivant deux bandes longitudinales, à la face inférieure du limbe, dans des rainures plus ou moins profondes, de part et d'autre de l'axe médian. On a donc affaire là à des appareils aérifères, peut-être aquifères, mais dont la constitution et le rôle n'ont pu cependant être encore nettement élucidés.

Les troncs des Lépidodendrées, comme des Sigillariées, se divisaient à leur partie inférieure en grosses branches, d'ordinaire au nombre de quatre, lesquelles s'enfonçaient ou plus souvent s'allongeaient presque horizontalement dans le sol, probablement vaseux, se divisant par dichotomie, et portant des organes appendiculaires fusiformes, régulièrement disposés en quinconce, qui laissaient après leur chute des cicatrices circulaires munies d'une cicatricule centrale

correspondant au passage du faisceau libéroligneux. Ces branches souterraines, désignées sous le nom générique de *Stigmaria* Brongniart, ont donné lieu à des interprétations diverses, plusieurs paléobotanistes les considérant comme des racines, et d'autres comme des rhizomes ; il en sera, d'ailleurs, parlé ultérieurement avec plus de détail.

Quant à l'appareil fructificateur de ces plantes, il se présente sous la forme d'épis comparables à ceux des Lycopodinées actuelles, mais d'ordinaire beaucoup plus importants, constituant de véritables cônes, dont le diamètre dépasse parfois 5 centimètres, composés de bractées sporangifères, à sporanges renfermant les uns des macrospores et les autres des microspores.

Comme toujours, les différents membres, tiges, rameaux, feuilles, cônes de fructification, se rencontrent habituellement séparés et doivent être classés indépendamment les uns des autres, bien qu'on trouve parfois des cônes encore attachés à l'extrémité de rameaux assez étendus. Les rameaux et les tiges se montrent le plus souvent dépouillés de leurs feuilles et offrant seulement leurs coussinets foliaires avec les cicatrices laissées par la chute du limbe caduc : c'est sur des échantillons ainsi conservés qu'ont été établies la plupart des espèces ; mais il arrive assez fréquemment que ces coussinets étaient dépouillés de leur épiderme, ou même avaient disparu par suite du décollement de la zone la plus extérieure de l'écorce, et la détermination spécifique devient alors impossible ; la disposition des feuilles demeure néanmoins reconnaissable, d'après les traces laissées à la surface de tels échantillons par le passage, à travers l'écorce, du faisceau foliaire et des cordons de tissu parenchymateux qui l'accompagnent, traces désignées sous le nom de *cicatrices sous-corticales*.

Comparées les unes aux autres, les Lépidodendrées et les Sigillariées se distinguent par les caractères suivants. Chez les Lépidodendrées, les insertions des feuilles, très nom-

breuses et très rapprochées, forment à la surface des tiges des séries obliques nettement accusées, mais au milieu desquelles il est généralement impossible de discerner les séries longitudinales ; il semble, d'après ce qu'on sait de la constitution des tiges dont on a pu étudier la structure, que ce caractère soit lié à la disposition des cordons trachéens, dirigés obliquement à la périphérie du bois primaire et s'anastomosant en un réseau, des nœuds duquel partent les cordons foliaires. En outre, les deux cicatricules qui flanquent de part et d'autre, dans la cicatrice foliaire, la cicatricule médiane correspondant au faisceau libéroligneux, sont généralement moins importantes qu'elle, presque ponctiformes, et sur les échantillons dépouillés d'une partie de leur écorce elles se fondent avec cette cicatricule médiane en une cicatrice sous-corticale unique, allongée verticalement, les deux cordons de tissu parenchymateux qui accompagnent le faisceau libéroligneux ne devenant distincts qu'au voisinage immédiat de la sortie et se confondant jusque-là en une masse unique, accolée au bord antérieur du cordon foliaire ou l'entourant même en partie.

Chez les Sigillariées, les séries longitudinales de feuilles, moins rapprochées, se dessinent avec une parfaite netteté : les cordons trachéens situés à la périphérie du bois primaire, et qui donnent naissance aux faisceaux foliaires, sont eux-mêmes dirigés verticalement, parallèles les uns aux autres, et ne semblent pas s'anastomoser. Les cordons de tissu parenchymateux placés de part et d'autre du cordon foliaire ayant une importance plus grande et demeurant distincts dans leur parcours à travers l'écorce, les deux cicatricules qui leur correspondent dans la cicatrice foliaire sont plus développées que celle du faisceau libéroligneux, affectant la forme de deux barres verticales ou convergentes vers le haut, ou de deux arcs tournant leur concavité l'un vers l'autre ; elles sont plus accusées encore sur les échantillons dépouillés d'une portion de leur écorce, donnant lieu

à des cicatrices sous-corticales géminées, ou plutôt triples, formées de deux arcs ou de deux barres, avec une cicatrice ponctiforme, parfois peu visible, entre les deux, cette dernière correspondant au faisceau libéroligneux.

Néanmoins, pour certains types, l'attribution peut offrir quelques difficultés, et il est permis de penser que ces deux groupes, bien différenciés à l'époque houillère, ont pu antérieurement n'être pas aussi distincts, certains *Lepidodendron* du Culm ressemblant quelque peu à des *Sigillaria* par la disposition de leurs cicatrices foliaires en séries longitudinales bien nettes. On ne peut toutefois faire que des conjectures à cet égard, faute de renseignements sur l'organisation interne des formes qu'on serait ainsi tenté d'interpréter comme marquant une liaison entre les Lépidodendrées et les Sigillariées.

Lépidodendrées.

Le genre *Lepidodendron* Sternberg, établi sur des tiges ou des rameaux, est caractérisé par des coussinets foliaires saillants, à contour rhomboïdal allongé dans le sens vertical, très rapprochés les uns des autres, le plus souvent même exactement contigus, marqués au-dessus de leur milieu d'une cicatrice foliaire de forme à peu près rhomboïdale, habituellement plus large que haute, munie elle-même de trois cicatricules internes généralement placées au-dessous de son milieu, et dont les deux latérales, ponctiformes, sont moins accentuées que la cicatricule médiane.

Le plus souvent ces coussinets foliaires présentent suivant leur axe longitudinal une carène saillante qui part de leur angle supérieur, s'interrompt à quelque distance au-dessus de la cicatrice foliaire, et reprend à l'angle inférieur de celle-ci pour se suivre jusqu'à l'angle inférieur du coussinet; elle est parfois coupée de rides transversales plus ou moins profondes, qui s'observent surtout sur les tiges ou les rameaux

âgés. Des angles latéraux de la cicatrice foliaire partent deux lignes saillantes, arquées, qui descendent vers le bas, et se raccordent plus ou moins rapidement avec le contour du coussinet (fig. 122). Au-dessus du bord supérieur de la cicatrice foliaire et à très faible distance, on distingue généralement sur le coussinet une cicatricule ponctiforme qui marque l'ouverture d'une petite chambre creusée dans le tissu et au fond de laquelle se trouve la ligule. Au-dessous du bord inférieur de la cicatrice foliaire, on observe en outre, du moins chez certaines espèces, deux fossettes arrondies ou ovales, marquées de fines ponctuations, placées de part et d'autre de la carène, et qui sont en rapport, d'après les observations de M. Renault comme de M. Potonié (1), avec un tissu lacuneux dépendant des cordons de tissu parenchymateux qui aboutissent dans la cicatrice foliaire aux deux cicatricules latérales; M. Potonié voit dans ces fossettes un appareil de transpiration; peut-être encore sont-ce des fossettes aérifères, ou des appareils sécréteurs.

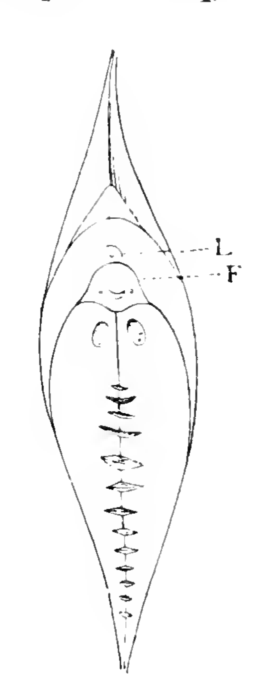


Fig. 122. — Coussinet foliaire de *Lepidodendron* : F, cicatrice foliaire; L, ouverture de la chambre ligulaire.

Les Lépidodendrons étaient pour la plupart de véritables arbres, susceptibles d'atteindre jusqu'à 2 mètres de diamètre à la base, avec une vingtaine ou une trentaine de mètres de hauteur; ils se ramifiaient assez abondamment, par une série de dichotomies successives à branches parfois inégales, et les dimensions de leurs coussinets foliaires allaient en diminuant peu à peu, suivant l'importance des rameaux; mais, sauf sur les derniers ramules où ils n'avaient pas encore subi leur allongement définitif, on voit ces coussinets conserver à peu près les mêmes proportions relatives, et leur forme demeure assez constante, de même que celle

(1) Potonié *b*; Renault *r*.

de la cicatrice foliaire. C'est sur ces caractères, tirés de la forme comme de la position relative de la cicatrice foliaire et du coussinet, qu'ont été établies les diverses espèces qu'on a distinguées dans le genre *Lepidodendron*, en même temps que sur ceux que peut fournir la disposition qu'affectent les coussinets eux-mêmes les uns par rapport aux autres : d'ordinaire exactement contigus et limités seulement par d'étroits sillons plus ou moins flexueux qui courent obliquement sur la tige, comme c'est le cas chez le *Lepid. aculeatum* Sternberg (fig. 123), l'une des formes les plus répandues dans le Westphalien, ils se montrent séparés chez certaines espèces par des bandes planes plus ou moins larges, tantôt lisses, tantôt ridées, se reliant quelquefois les uns aux autres sur une même file oblique par le prolongement de leurs carènes longitudinales ; parfois la carène manque, et le coussinet n'offre au-dessous de la cicatrice foliaire que quelques rides transversales ; enfin chez quelques espèces, telles notamment que *Lep. Volkmanni* Sternberg et *Lep. Glincanum* Eichwald (sp.), de la flore du Culm (1), les coussinets foliaires, au lieu de former des séries obliques, s'alignent en files verticales très nettes, de manière à rappeler les Sigillaires et à suggérer, ainsi qu'il a été dit plus haut, l'idée d'une origine commune pour les deux genres.

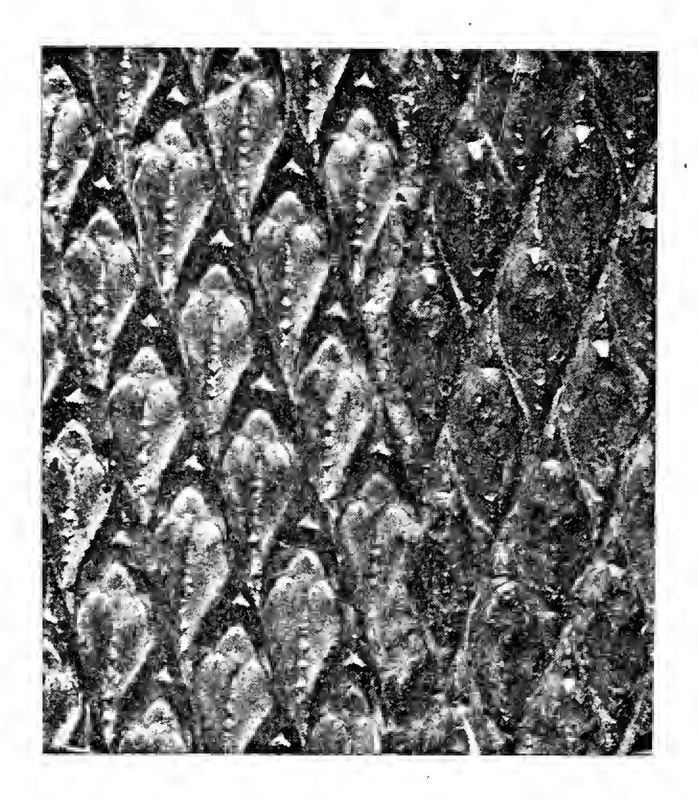


Fig. 123. — *Lepidodendron aculeatum* Sternberg, du Westphalien. Fragment de tige et d'empreinte en creux ; réduit aux 3/4 de grand. nat.

Les feuilles, aciculaires, uninerviées, plus ou moins rigides,

(1) Stur *a* ; Schmalhausen *b*.

ne se rencontrent guère en place que sur les rameaux de dernier ordre ; cependant on en trouve quelquefois encore attachées sur de grosses tiges, et atteignant en ce cas une longueur considérable, pouvant aller jusqu'à un mètre.

Un nombre important d'échantillons de *Lepidodendron*, bien reconnaissables à leurs coussinets foliaires nettement caractérisés, ont été trouvés à divers niveaux du Culm et du Houiller, principalement en Angleterre, quelques-uns aussi en France et en Allemagne, offrant leur structure interne

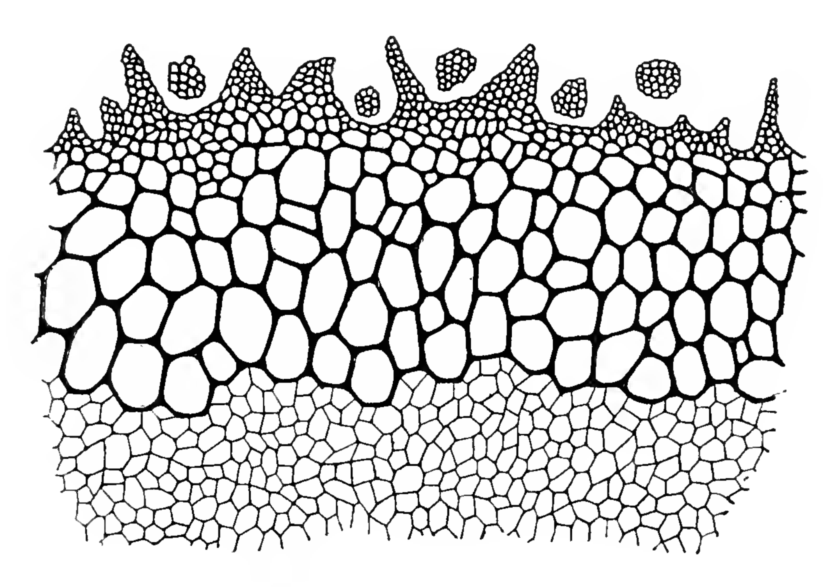


Fig 124 — *Lepidod. Harcourti* Witham, du Houiller d'Angleterre. Coupe transversale montrant une partie de la moelle centrale et de l'anneau ligneux avec ses pointements trachéens et plusieurs faisceaux foliaires; grossie 18 fois (d'après Williamson).

parfaitement conservée ; ils ont fait l'objet, principalement de la part de Binney, de Williamson, de MM. B. Renault, J. Felix, C.-E. Bertrand, Hovelacque, de Solms-Laubach (1), d'études détaillées, grâce auxquelles la constitution des tiges et des rameaux de ce genre est aujourd'hui bien connue.

Certaines espèces, telles que *Lep. Harcourti* Witham et *Lep. rhodumnense* Renault, n'ont jamais montré qu'un bois primaire, et semblent avoir été toujours dépourvues de bois secondaire : chez le *Lep. Harcourti*, le bois primaire cons-

---

(1) Binney *a, b* ; Williamson *a* ii, iii, x, xi, xvi, xix ; Renault *f, r* ; Felix *a* ; Bertrand *a* ; Hovelacque *a, f* ; Solms *c1*.

titue un anneau assez peu épais entourant une moelle centrale et présentant à sa périphérie des pointements trachéens fortement saillants, des anastomoses mutuelles desquels partent les cordons foliaires (fig. 124); chez le *Lep. rhodumnense*, l'axe central de bois primaire est plein, sans interposition d'éléments cellulaires, avec pointements trachéens périphériques faiblement saillants.

Mais le plus souvent il se développe, au pourtour du bois primaire, une zone cambiale qui donne naissance à un bois



Fig. 125. — *Lepidod. selaginoides* Sternberg, du Houiller d'Angleterre. Coupe transversale d'une tige avec bois secondaire encore peu développé; gross. : 12 diam. (d'après Hovelacque).

secondaire centrifuge, lequel apparaît d'abord, tout au moins chez le *Lep. selaginoides* Sternberg, sous la forme d'un arc incomplet, qui s'étend ensuite peu à peu sur toute la périphérie du bois primaire, et forme alors un anneau continu (fig. 125). Chez les espèces ainsi pourvues d'un bois secondaire, l'axe de bois primaire se montre tantôt plein, tantôt formé de trachéides rayées et de cellules irrégulièrement interposées entre elles, sauf à la périphérie, tantôt enfin muni d'une moelle centrale bien nette; mais ces variations paraissent dépendre principalement, d'après les recherches de Williamson, de l'âge ou, plus exactement, du calibre du rameau, les échantillons de faible diamètre offrant

un bois primaire plein, et ceux de grand diamètre une moelle centrale plus ou moins puissante.

L'écorce, toujours beaucoup plus épaisse que le système libéroligneux, est généralement formée, au voisinage de celui-ci, d'une première zone de tissu lâche et quelquefois largement lacuneux ; plus en dehors elle se montre constituée tantôt par un tissu subéreux à peu près uniforme, et tantôt par des bandes sclérenchymateuses anastomosées, comprenant entre elles des mailles parenchymateuses, suivant le type *Dictyoxylon*. Les cordons foliaires, munis d'un liber concentrique, s'accompagnent sur leur bord externe, en traversant l'écorce, d'abord d'éléments sécréteurs plus ou moins nombreux, puis d'un cordon du tissu parenchymateux particulier déjà mentionné plus haut, désigné par M. Bertrand sous le nom de *parichnos*, qui, en pénétrant dans le coussinet, se partage en deux lobes, lesquels vont aboutir dans la cicatrice foliaire aux cicatricules latérales, et paraissent être en outre en rapport avec les fossettes du coussinet lorsqu'il en existe. Enfin, un peu au-dessus du cordon foliaire, et à peu de distance de sa sortie, se trouve la ligule, enfermée, ainsi que l'a reconnu M. Hovelacque et que d'autres l'ont également constaté après lui, au fond d'une chambre assez profonde dont elle n'atteint pas l'orifice (fig. 126).

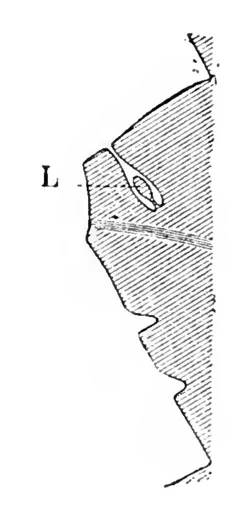


Fig. 126. — Coupe longitudinale schématique, grossie, d'un coussinet foliaire de *Lepidodendron*, montrant la ligule L.

Par les détails de leur constitution anatomique, les *Lepidodendron* se rapprochent ainsi de divers types actuels de Lycopodinées, les *Psilotum* offrant, comme plusieurs d'entre eux, une couronne annulaire de bois primaire munie de pointements trachéens périphériques, mais circonscrivant une masse centrale de tissu sclérenchymateux et non parenchymateux, les *Isoetes*, d'autre part, possédant une assise

cambiale et des formations ligneuses secondaires, et leurs feuilles étant pourvues d'une ligule.

Les épis fructificateurs, désignés sous le terme générique de *Lepidostrobus* Brongniart, ressemblent au contraire davantage, par la disposition des éléments qui les constituent, à ceux des Lycopodes et des Sélaginelles : ils sont composés de nombreuses bractées, attachées en hélice autour d'un axe central, et dont chacune porte un sporange attaché sur sa face ventrale. Ces bractées sont formées de deux parties : une partie inférieure, à limbe étroit, dirigée normalement à l'axe et qui doit être considérée comme l'homologue du coussinet des feuilles végétatives, et un limbe uninervié dressé verticalement, mais pourvu souvent à sa base d'une sorte de talon ou de prolongement court dirigé vers le bas. Le sporange, de forme ovoïde, allongé dans le sens radial, est fixé sur la partie inférieure de la bractée, un peu au-dessous de la ligule (1), comme chez les Sélaginelles et les *Isoetes* (fig. 127) ; la paroi en est épaisse, constituée d'ordinaire par deux assises de cellules ; à l'intérieur on observe parfois des lames radiales de tissu stérile qui s'élèvent sur tout ou partie de la hauteur de la cavité, comme les trabécules des sporanges d'*Isoetes* (2). La plupart des *Lepidostrobus* observés soit en empreintes, soit avec leur structure conservée, ont montré deux sortes de spores, de grosses macrospores triradiées, et des microspores groupées en tétrades, renfermées dans des sporanges distincts, les macrosporanges occupant généralement la région inférieure du cône, et les microsporanges la région supérieure.

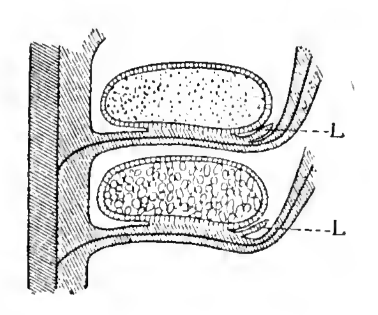


Fig. 127. — Coupe longitudinale schématique, grossie, d'un *Lepidostrobus*, montrant deux sporanges, le plus élevé renfermant des microspores, et l'autre des macrospores ; L, ligule.

(1) Maslen *a*.

(2) Bower a_1.

Il se pourrait cependant, certains échantillons, incomplets il est vrai, n'ayant offert que des sporanges d'une seule sorte, que chez quelques espèces les macrosporanges et les microsporanges eussent été localisés sur des cônes différents.

Ces cônes paraissent avoir été le plus ordinairement pendants à l'extrémité des rameaux ; peut-être certaines espèces du Culm avaient-elles des cônes sessiles, attachés latéralement sur de gros rameaux, quelques échantillons ayant montré de larges dépressions orbiculaires ou ovales provenant de l'empreinte laissée sur l'écorce par la base de semblables cônes ; mais l'attribution générique de ces échantillons demeure quelque peu incertaine.

Le genre *Lepidodendron* se rencontre dès la base du Dévonien, et se continue jusque dans le Permien, après avoir eu à l'époque westphalienne son développement maximum.

Genre *Lepidophloios* Sternberg. — Ce genre diffère du genre *Lepidodendron* par la forme des coussinets foliaires, qui sont plus allongés dans le sens transversal que dans le sens vertical, et qui en outre sont généralement, du moins sur les tiges ou les rameaux âgés, plus ou moins renversés vers le bas : sur les empreintes, la cicatrice foliaire peut ainsi se trouver placée tout à fait à la partie inférieure du contour rhomboïdal correspondant à la base du coussinet, ou même un peu plus bas ; les coussinets, toujours exactement contigus, masquant alors en partie la base les uns des autres, les empreintes sont parfois assez confuses, et il faut recourir au burin pour mettre à nu les cicatrices foliaires. Ces coussinets sont, d'ailleurs, constitués comme ceux des *Lepidodendron*, avec une carène médiane et deux carènes latérales partant des angles de la cicatrice foliaire, et une cicatricule ligulaire au-dessus de celle-ci. La cicatrice foliaire, marquée à l'intérieur des trois cicatricules habituelles, affecte une forme rhomboïdale très régulière, allongée horizontalement (fig. 128).

Certains rameaux de *Lepidophloios* se montrent munis de protubérances ombiliquées à contour arrondi, disposées en quinconce suivant plusieurs files longitudinales, et correspondant aux points d'attache de cônes de fructification caducs ; l'étude anatomique de semblables échantillons a montré des stèles de faible importance, telles que doivent en avoir des rameaux destinés à une fonction éphémère, se détachant de l'axe ligneux central pour aboutir au centre de chacune de ces protubérances. Ces rameaux spicifères, qu'on avait regardés longtemps comme un type générique particulier, sont désignés sous le nom de *Halonia* Lindley et Hutton.

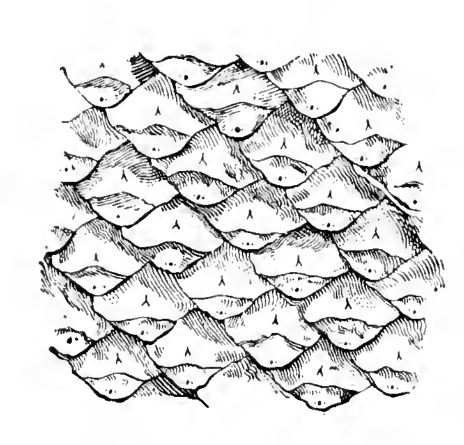


Fig. 128. — *Lepidophloios laricinus* Sternberg, du Houiller. Fragment de tige, avec coussinets foliaires, grand. nat. (d'après Kidston).

Il a été rencontré quelques spécimens de *Lepidophloios* à structure conservée (1), dont l'axe central a présenté une organisation semblable à celle des Lépidodendrons du type du *Lep. Harcourti* ; toutefois les tiges âgées se montrent pourvues d'un anneau de bois secondaire centrifuge. Sur d'autres échantillons on a pu reconnaître la ligule, disposée comme chez les Lépidodendrons au fond d'une chambre étroite creusée dans la région supérieure du coussinet. Ce genre est cependant moins complètement connu que le genre *Lepidodendron*.

Il se montre depuis la base du Westphalien jusque dans le Permien, avec un nombre restreint d'espèces, dont l'une au moins, le *Lep. laricinus* Sternberg (fig. 128), semble avoir persisté sans modification appréciable pendant toute la durée de l'époque houillère.

Genre *Lepidophyllum* Brongniart. — On désigne sous ce

(1) Corda *a* ; Williamson *a* xix ; Potonié *b* ; Kidston *i* ; Seward *h*.

nom des bractées sporangifères à limbe linéaire-lancéolé, souvent très développé, à base triangulaire, qu'on présume, mais sans preuve positive, avoir appartenu aux *Lepidophloios* (fig. 129). On les trouve le plus souvent isolées, mais quelquefois encore attachées en plus ou moins grand nombre autour d'un axe commun, sans cependant qu'on ait jamais rencontré de cônes tout à fait intacts.

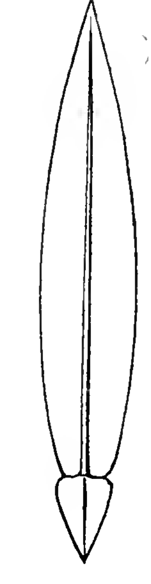


Fig. 129. — *Lepidophyllum lanceolatum* Lindley et Hutton, du Houiller. Bractée détachée, grand. nat.

Genre *Ulodendron* Lindley et Hutton. — Ce genre a été établi pour des tiges ou de gros rameaux à écorce divisée, par des sillons obliques entrecroisés, en compartiments rhomboïdaux à peu près aussi larges que hauts, correspondant, non plus, comme dans les deux genres précédents, à des coussinets foliaires, mais aux bases mêmes d'insertion de feuilles imbriquées. De plus ces rameaux présentent habituellement deux séries longitudinales, diamétralement opposées, de grandes dépressions ombiliquées à contour circulaire ou ovale, parfois contiguës sur une même file (fig. 130), correspondant aux insertions de grands cônes sessiles de fructification, sur la base desquels l'écorce s'est moulée et dont on a retrouvé parfois quelques débris encore en place.

Les feuilles, linéaires, univerviées, paraissent avoir été presque indéfiniment persistantes ; cependant, quelques échantillons ont laissé voir leurs cicatrices d'insertion, dont les cicatricules internes, par leur position au voisinage du bord supérieur, comme par leur importance relative, rappelleraient plutôt les Sigillariées que les Lépidodendrées (1) ; mais les feuilles ne semblent pas, en général, disposées en

(1) Kidston *f*; Weiss *f*.

files verticales nettes, et les cicatrices sous-corticales sont toujours simples et linéaires, ce qui conduit à classer les *Ulodendron* parmi les Lépidodendrées, du moins jusqu'à plus ample informé. Un échantillon à structure conservée, étudié par Williamson (1), a montré, d'ailleurs, une consti-

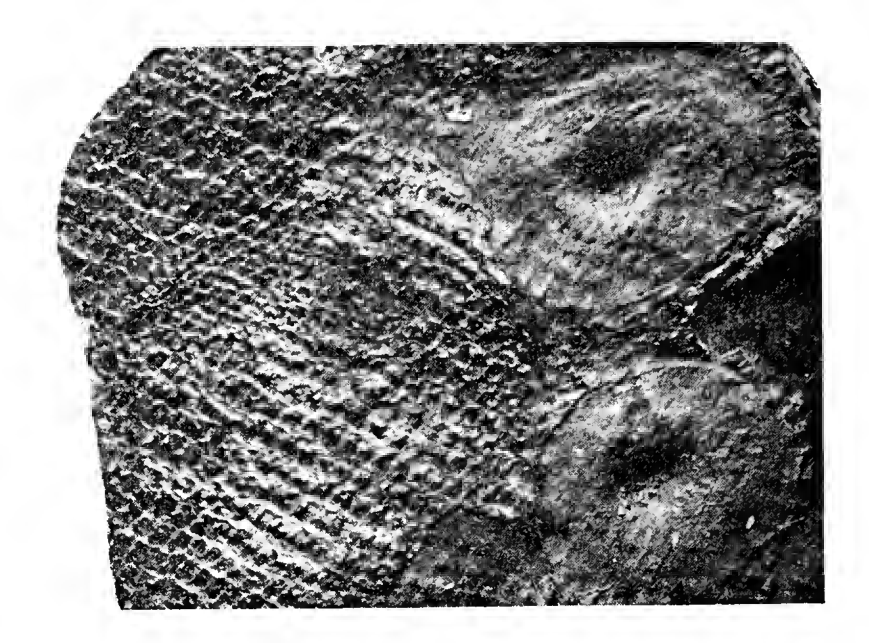


Fig. 130. — *Ulodendron minus* Lindley et Hutton, du Westphalien. Fragment de tige, réduit aux 3/4 de grand. nat.

tution très analogue à celle des *Lepidodendron* du type du *Lep. Harcourti*.

Le genre *Ulodendron* n'a été rencontré que dans le Culm et le Westphalien.

Genre *Bothrodendron* Lindley et Hutton. — Le genre *Bothrodendron* diffère des précédents par ses cicatrices foliaires beaucoup plus petites, plus espacées, et dépourvues de coussinets : elles présentent en général un contour rhomboïdal à angles supérieur et inférieur arrondis, d'ordinaire un peu allongé dans le sens horizontal, parfois aussi haut que large, avec un diamètre rarement supérieur à 1 millimètre ou $1^{mm},5$; elles sont flanquées, contre leur bord supérieur, d'une cicatricule ponctiforme correspondant évidemment à une chambre ligulaire, et pourvues à leur inté-

(1) Williamson *a* II.

rieur de trois cicatricules ponctiformes, placées tantôt au milieu de la hauteur, tantôt un peu au-dessus ou un peu au-dessous du milieu. L'écorce est marquée, entre les cicatrices, de fines ponctuations et de rides sinueuses dirigées tantôt verticalement, tantôt horizontalement, suivant les espèces. Les cicatrices sous-corticales sont simples, linéaires, comme dans les genres précédents (fig. 131).

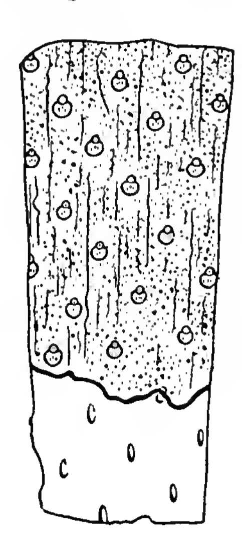


Fig. 131. — *Bothrodendron punctatum* Lindley et Hutton, du Westphalien. Fragment de tige montrant l'écorce avec les cicatrices foliaires et, à la partie inférieure, les cicatrices sous-corticales, grand. nat.

Quelques échantillons ont été trouvés ramifiés, avec des branches dichotomes, les derniers ramules encore garnis de petites feuilles linéaires-lancéolées, très serrées, et ressemblant à s'y méprendre à des ramules de Lycopodes. Certaines espèces (*Bothr. punctatum* Lindley et Hutton) avaient vraisemblablement de grands cônes sessiles, attachés latéralement le long des rameaux, sur l'écorce desquels ils ont laissé l'empreinte de leur base sous la forme de grandes dépressions ovales, ombiliquées, disposées en file longitudinale. D'autres [*Bothr. minutifolium* Boulay (sp.)] avaient des cônes terminaux de petite taille, ne différant des *Lepidostrobus* que par la disposition verticillée de leurs bractées (1).

On n'a, malheureusement, pas trouvé d'échantillons à structure conservée.

Le genre *Bothrodendron*, rattaché aux Sigillariées par quelques auteurs (2), mais qu'il est plus naturel de classer parmi les Lépidodendrées à raison des caractères fournis tant par les cicatrices sous-corticales que par la disposition des feuilles, non rangées, en général, en séries verticales

(1) Kidston *f.*

(2) Weiss *f.*

reconnaissables, se rencontre dans le Dévonien supérieur, le Culm et le Westphalien ; une seule espèce a été retrouvée dans le Stéphanien.

Sigillariées.

Les Sigillariées ne comprennent qu'un genre : le genre *Sigillaria* Brongniart, caractérisé par ses cicatrices foliaires affectant la forme d'un hexagone à diagonale horizontale, tantôt à peu près régulier, tantôt plus ou moins allongé ou surbaissé, rangées en files verticales bien nettes, munies au-dessus de leur milieu de trois cicatricules dont les deux latérales, linéaires ou arquées, plus importantes que la médiane, ainsi que par ses cicatrices sous-corticales ternées ou géminées, la cicatrice centrale, correspondant au faisceau libéroligneux, étant flanquée de deux cicatrices ovales, très développées, parfois contiguës et presque confluentes.

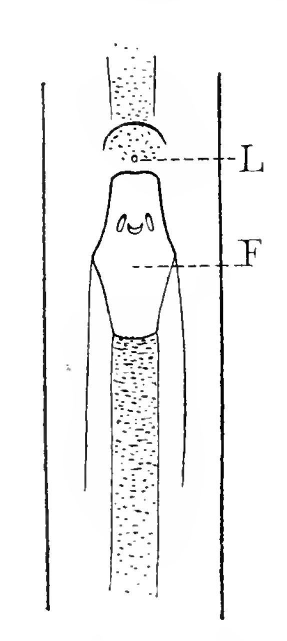


Fig. 132. — Cicatrice foliaire de *Sigillaria elongata* Brongniart : F, cicatrice foliaire ; L, ouverture de la chambre ligulaire.

Des angles latéraux de la cicatrice foliaire partent souvent deux lignes saillantes, plus ou moins obliques sur la verticale, correspondant aux angles d'un coussinet plus ou moins proéminent sur lequel était portée la base de la feuille (fig. 132) ; des lignes semblables se détachent parfois des deux angles inférieurs de la cicatrice ; mais il n'y a jamais de carène médiane. Ce coussinet, plus ou moins nettement délimité, est marqué fréquemment de rides transversales ou obliques dont la disposition paraît assez constante dans chaque type spécifique. Au-dessus de son bord supérieur, la cicatrice foliaire est accompagnée d'une cicatricule ponctiforme, indiquant l'existence d'une chambre ligulaire, et souvent surmontée elle-même d'un pli transversal plus ou moins arqué.

On peut distinguer dans le genre *Sigillaria* deux groupes principaux, celui des Sigillaires à côtes ou Sigillaires cannelées, et celui des Sigillaires sans côtes: dans le premier, l'écorce présente des côtes longitudinales plus ou moins convexes, séparées par d'étroits sillons rectilignes ou flexueux, et dont chacune porte une série verticale de feuilles ; ces côtes s'observent même sur les échantillons dépouillés non seulement de leur épiderme, mais d'une partie des couches externes de leur écorce ; dans le second groupe, l'écorce est tantôt unie, tantôt relevée de coussinets foliaires plus ou moins proéminents, séparés les uns des autres par des sillons entrecroisés, mais sans côtes longitudinales.



Fig. 133. — *Sigillaria scutellata* Brongniart, du Westphalien. Empreinte d'un fragment de tige, avec cicatrices d'insertion d'épis entre les files de cicatrices foliaires ; réduite aux 3/4 de grand. nat.

Le groupe des Sigillaires à côtes comprend lui-même deux séries de formes, pour lesquelles Sternberg avait proposé les noms de *Rhytidolepis* et de *Favularia*, les formes de la première série offrant des cicatrices foliaires assez espacées (fig. 133), et celles de la seconde des cicatrices rapprochées, presque contiguës, séparées les unes des autres par des sillons transversaux plus ou moins étendus, allant parfois jusqu'aux sillons latéraux et divisant en ce cas les côtes en mamelons indépendants superposés les uns aux autres (fig. 134). Mais l'écartement des cicatrices dans le sens vertical varie quelquefois chez une même espèce dans des limites assez étendues, le développement des tiges ayant pu être plus ou moins rapide, et paraissant même, chez certains types spécifiques, s'être ralenti ou accéléré périodiquement ;

ces ralentissements de croissance semblent notamment avoir fréquemment suivi l'apparition des épis de fructifi-

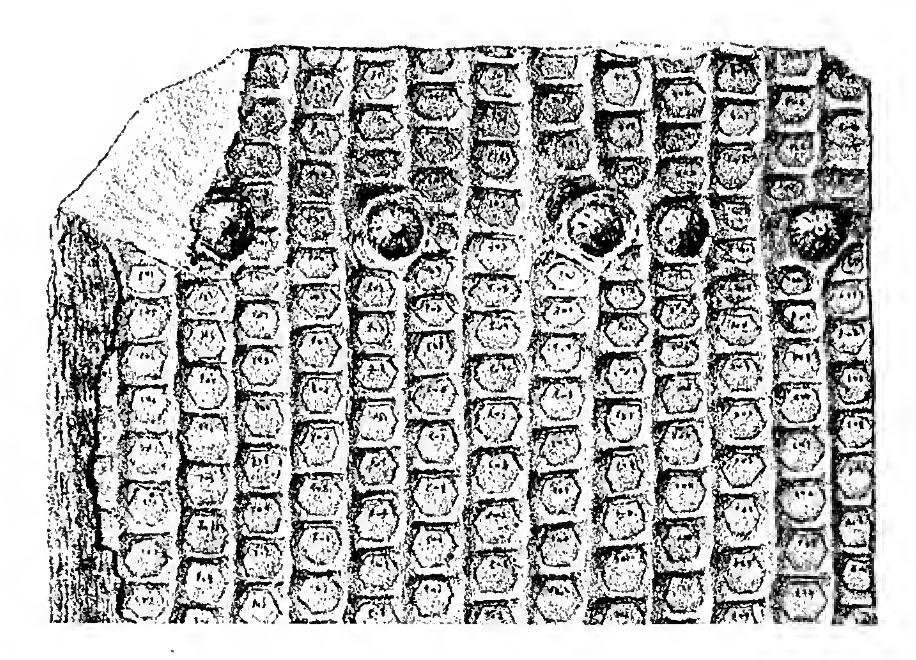


Fig. 134. — *Sigillaria elegans* Brongniart, du Westphalien. Empreinte d'un fragment de tige, avec cicatrices d'insertion d'épis ; grand. nat.

cation (fig. 135) ; on voit ainsi parfois, sur une même



Fig. 135. — *Sigillaria tessellata* Brongniart, du Westphalien supérieur. Fragment de tige, avec cicatrices d'insertion d'épis disposées en séries dans les sillons séparatifs des côtes, réduit aux 3/4 de grand. nat.

tige, du moins chez quelques espèces, la forme *Rhytidolepis* et la forme *Favularia* passer graduellement l'une à

l'autre, les cicatrices foliaires se rapprochant ou s'éloignant peu à peu. Ces variations rendent assez difficile la distinction des formes spécifiques, bien que certains caractères, tels que la largeur relative des cicatrices et des côtes, la disposition des rides que ces côtes peuvent présenter, l'allure rectiligne ou ondulée des sillons, fournissent des caractères qui paraissent suffisamment fixes.

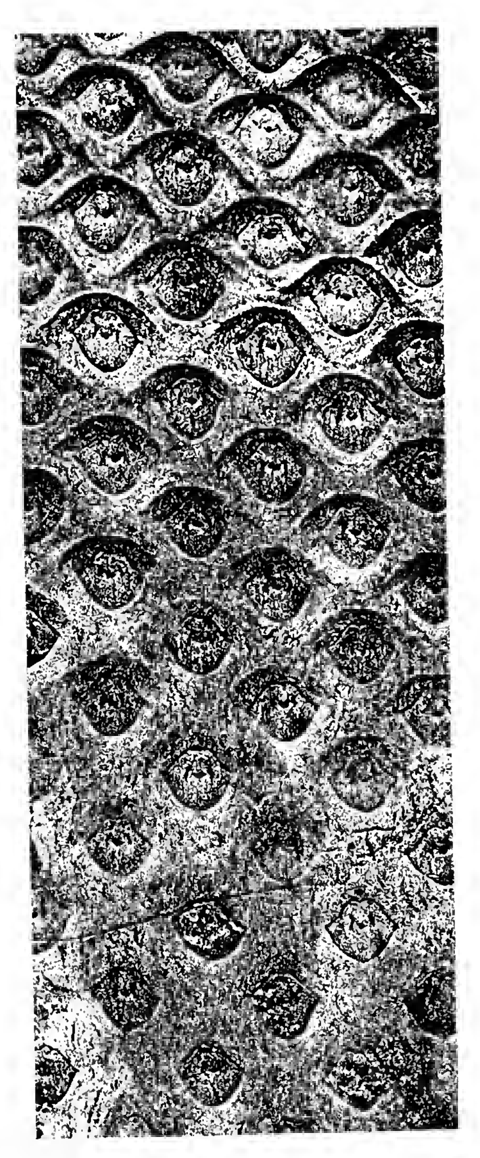


Fig. 136. — *Sigillaria Brardi* Brongniart, du Stéphanien. Empreinte d'un fragment de tige portant à sa partie supérieure des cicatrices foliaires placées sur des mamelons saillants (forme typique) et à sa partie inférieure des cicatrices sans mamelons (forme *spinulosa*) ; réduite aux 2/3 de grand. nat.

Des variations analogues s'observent également chez les Sigillaires sans côtes, parmi lesquelles on avait distingué, à titre de sous-genres, sous le nom de *Clathraria* Brongniart les formes à cicatrices portées sur des coussinets saillants séparés par des sillons flexueux entre-croisés, et sous le nom de *Leiodermaria* Goldenberg les formes à écorce unie, dépourvue de coussinetà et marquée seulement de rides plus ou moins accentuées; mais plusieurs échantillons, découverts dans ces dernières années tant en France qu'en Allemagne et en Angleterre, ont montré les types mêmes de ces deux sous-genres, le *Sigillaria* (*Clathraria*) *Brardi* Brongniart et le *Sigillaria* (*Leiodermaria*) *spinulosa* Germar, succédant l'un à l'autre sur les mêmes tiges, la saillie des mamelons s'atténuant peu à peu au fur et à mesure de l'espacement des feuilles, parfois même sans modifications bien notables dans leur écartement relatif (fig. 136).

Les deux sections du second groupe se lient donc l'une

à l'autre comme celles du premier, et il existe même des formes de passage entre les deux groupes, certains *Favularia* à sillons longitudinaux infléchis en zigzag, à coussinets hexagonaux et nettement délimités, pouvant à peine être distingués de certaines formes de *Clathraria*. Les différentes espèces forment ainsi une chaîne continue, et bien qu'un bon nombre d'entre d'elles conservent toujours les caractères d'une même section, le genre *Sigillaria* se montre trop homogène pour qu'on puisse accorder une grande valeur aux subdivisions qu'on avait tenté d'y établir et que quelques paléobotanistes avaient proposé d'élever au rang de genres.

Les Sigillaires, bien que susceptibles d'atteindre une hauteur de 30 mètres et plus, avec un diamètre de plus d'un mètre à la base, ne se ramifiaient que très rarement, leur tronc demeurant le plus souvent colomnaire et simple jusqu'à son sommet; chez quelques espèces seulement, telles que *Sig. elegans*, du groupe *Favularia*, ou *Sig. Brardi*, du groupe *Clathraria*, il se divisait par une ou plusieurs dichotomies successives, mais toujours peu nombreuses, en gros rameaux plus ou moins divergents. Les feuilles, très longues, aciculaires, ressemblant singulièrement à celles des Lépidodendrons, paraissent avoir été assez rapidement caduques, et il est rare de les rencontrer encore attachées, groupées dans ce cas en bouquets rigides au sommet de la tige ou de ses subdivisions. Dans l'un de ces bouquets, M. Grand'Eury a observé (1) des épis fructificateurs encore en place, mais ces épis étaient eux-mêmes rapidement caducs, et le plus souvent on n'observe sur les tiges que leurs cicatrices d'insertion. Ces cicatrices, à contour arrondi ou elliptique, ombiliquées au centre, se montrent (2)

---

(1) Grand'Eury *c*.

(2) Zeiller *h*, *u*.

tantôt disséminées irrégulièrement, tantôt et plus souvent groupées en plus ou moins grand nombre à une même hauteur sur la tige, déformant et dérangeant quelque peu les cicatrices foliaires avoisinantes. Sur les Sigillaires cannelées, elles sont généralement placées dans les sillons séparatifs des côtes (fig. 133), et chez certaines espèces, comme le *Sig. tessellata* Brongniart, très fréquent dans le Westphalien supérieur, elles s'y succèdent parfois en nombre plus ou moins considérable, chacun des sillons étant occupé à la même hauteur par une chaîne continue de cicatrices (fig. 135), et cette apparition se reproduisant à intervalles réguliers; dans d'autres cas, elles sont placées indifféremment sur les côtes ou au fond des sillons (fig. 134), et il en est de même chez les Sigillaires sans côtes, où on les observe tantôt entre les séries de feuilles, tantôt intercalées dans ces séries mêmes.

La constitution anatomique des Sigillaires est beaucoup moins bien connue que celle des Lépidodendrons, les échantillons à structure conservée s'étant toujours montrés excessivement rares ; il en a été rencontré néanmoins dans le Permien inférieur d'Autun, appartenant au groupe des Sigillaires sans côtes, à savoir au *Sig. Menardi* Brongniart, du type *Clathraria*, et au *Sig. spinulosa* Germar, du type *Leiodermaria*, reconnu, d'ailleurs, ainsi qu'il a été dit précédemment, pour n'être qu'une forme du *Sig.* (*Clathraria*) *Brardi*. Étudiés d'abord par Brongniart, puis par M. Renault (1), ils ont offert les uns et les autres une constitution à peu près identique, sauf quelques différences dans l'écorce, qui dans cette dernière espèce appartient au type *Dictyoxylon*, tandis que celle du *Sig. Menardi* possède une zone subéreuse continue. L'axe de la tige est occupé par une large moelle entourée de faisceaux de bois primaire à section semi-circulaire ou lunulée, à développement centripète, à course

(1) Brongniart *e;* Renault c_1, *f*, *r*.

verticale, disposés en cercle et contigus par leurs bords; à chacun d'eux est accolé extérieurement un coin de bois secondaire à développement centrifuge formé de lames rayonnantes constituées, comme le bois primaire, par des trachéides rayées, et entre lesquelles s'interposent un certain nombre de rayons médullaires (fig. 137). Le bois secondaire forme ainsi un anneau complet, avec une assise cambiale à sa périphérie. Sur quelques échantillons, les faisceaux de bois primaire se sont montrés unis les uns aux autres par leurs bords en plus ou moins grand nombre, constituant eux-mêmes un anneau à peu près continu (1). Les cordons foliaires partent de la face externe des faisceaux de bois primaire, dans le plan médian de chacun d'eux, et se montrent formés, du côté de l'axe, d'une masse de bois centripète qui, en traversant l'écorce, s'étale peu à peu en forme de lame allongée transversalement, et, du côté extérieur, de courtes lames de bois centrifuge allongées dans le sens radial et disposées en éventail, avec liber externe; mais ce bois centrifuge disparaît à la traversée du coussinet, et le cordon, en pénétrant dans la feuille, n'est plus formé que d'une lame de bois centripète avec liber concentrique.

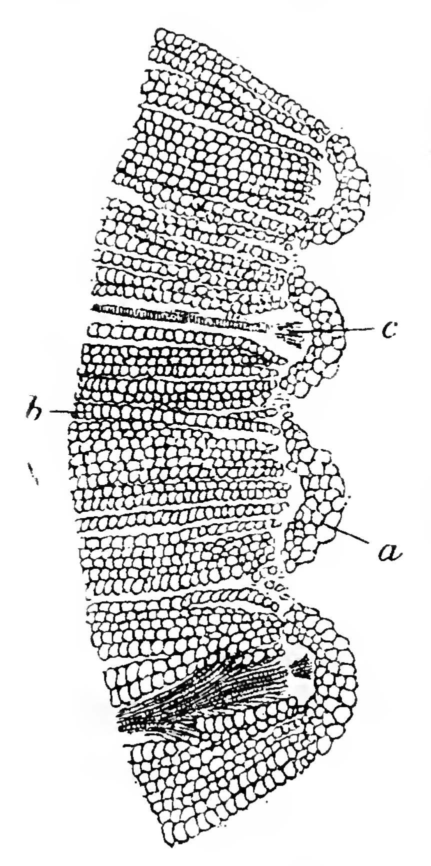


Fig. 137. — *Sigillaria Menardi* Brongniart, du Permien d'Autun. Coupe transversale, grossie 18 fois, montrant une partie de l'anneau ligneux : *a*, bois primaire centripète ; *b*, bois secondaire centrifuge ; *c*, faisceaux foliaires (d'après Renault).

On a reconnu, en outre, sur les échantillons à structure conservée, que les deux cicatricules qui flanquent, dans la cicatrice foliaire, la cicatricule due au passage du faisceau libéroligneux, correspondent à deux cordons de tissu paren-

(1) Solms *a* ; Kidston j_2.

chymateux qui prennent naissance dans l'écorce interne et accompagnent latéralement le cordon foliaire ; on distingue à leur intérieur des tubes longitudinaux qui ne peuvent être regardés que comme des tubes sécréteurs. Sur les tiges dépouillées des couches externes de leur écorce, ne présentant plus que leurs cicatrices sous-corticales ternées ou géminées, et désignées sous le terme générique de *Syringodendron* Brongniart, ces deux cordons latéraux se montrent d'autant plus développés qu'on a affaire à des tiges plus âgées et à des écorces plus épaisses ; ils atteignent parfois jusqu'à 2 centimètres de diamètre vertical ; ils renferment alors un nombre considérable de ces tubes, vraisemblablement gommeux ou résineux, qui devaient constituer un puissant système sécréteur.

Les rares échantillons de Sigillaires à côtes à structure conservée qui ont été rencontrés en Angleterre ont offert à Williamson (1) une constitution identique à celles des tiges silicifiées des environs d'Autun, sauf que le bois primaire y forme autour de la moelle un anneau plus épais et parfaitement continu, mais entouré extérieurement de coins de bois centrifuge soudés latéralement les uns aux autres, et offrant exactement la disposition reconnue dans les Sigillaires sans côtes.

L'organisation des tiges de Sigillaires ne diffère en somme, dans ses traits essentiels, de celle des tiges de Lépidodendrons que par l'épaisseur moindre du bois primaire, souvent divisé en faisceaux distincts, simplement contigus, par la course verticale des faisceaux trachéens périphériques, et par l'apparition constante et presque immédiate, à ce qu'il semble, du bois centrifuge, auquel les cordons foliaires empruntent une partie de leurs éléments constitutifs, mais pour ne les conserver, d'ailleurs, que sur un parcours limité, ces mêmes cordons, observés dans la feuille, ne différant de ceux

---

(1) WILLIAMSON *a* II, c_2 (p. 35).

des feuilles de Lépidodendrons que par des détails d'importance secondaire.

Les épis fructificateurs, qu'il a fallu classer à part, comme toujours, sous le nom générique de *Sigillariostrobus* Schimper, faute de pouvoir les rattacher aux tiges dont ils dépendaient, sont composés de bractées sporangifères disposées, généralement en verticilles alternants, autour d'un axe porté à l'extrémité d'un long pédoncule, feuillé sur une partie de son étendue (1). Ces bractées sont formées d'un limbe rhomboïdal-lancéolé, uninervié, dressé, rétréci à la base en un étroit onglet cunéiforme dirigé normalement à l'axe, quelquefois même légèrement réfléchi vers le bas. De grosses macrospores triradiées, atteignant parfois jusqu'à 2 millimètres de diamètre, ont été trouvées groupées sur cet onglet, la paroi du sporange ayant disparu (fig. 138). Il est infiniment probable que les sporanges devaient être disposés et constitués comme ceux des *Isoetes*, et que leur paroi se détruisait à la maturité. La plupart des cônes observés n'ont montré que des macrospores ; cependant un échantillon étudié par M. Kidston paraît renfermer des macrosporanges à sa base et des microsporanges à sa partie supérieure.

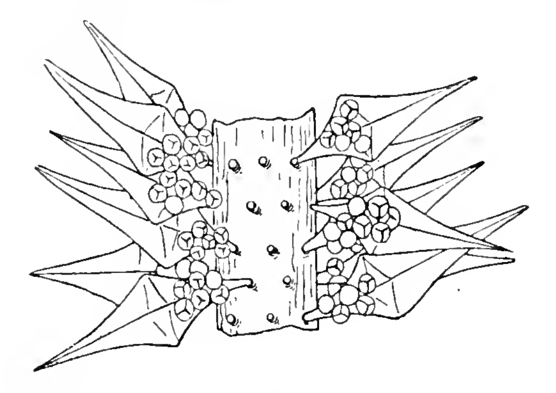


Fig. 138. — *Sigillariostrobus Tieghemi* Zeiller, du Westphalien. Fragment d'épi, grand. nat.

Quelques-uns de ces cônes, bien que détachés, ont pu, d'ailleurs, être rapportés sans doute possible au genre *Sigillaria*, les coussinets foliaires de leurs pédoncules étant disposés en files longitudinales bien nettes, et présentant la même ornementation que ceux de certaines Sigillaires trouvées dans les mêmes couches, avec des cicatrices de forme identique. Leur découverte a tranché ainsi la question de l'attribution des Sigillaires, que Brongniart et les paléobotanistes de son

(1) Zeiller *c*, *h* ; Kidston j_2.

école avaient considérées comme des Phanérogames et rapprochées des Cycadinées, à raison de la présence dans leurs tiges d'un bois secondaire à développement centrifuge, et de la constitution de leurs cordons foliaires, diploxylés, c'est-à-dire formés d'une partie centripète et d'une partie centrifuge. Toutefois ces cônes, déterminables comme cônes de Sigillaires, appartenant à des Sigillaires à côtes, et la structure de celles-ci étant moins bien connue que celle des Sigillaires sans côtes, la discussion s'est prolongée davantage à l'égard de ces dernières, M. Renault hésitant à voir en elles des Cryptogames ; mais les *Sigillariostrobus* trouvés dans le Stéphanien à des niveaux où ne se rencontrent que des Sigillaires sans côtes, identiques d'ailleurs à ceux que M. Grand'Eury a observés encore en place (1) sur le *Sig. Brardi*, étant eux-mêmes constitués exactement comme ceux des Sigillaires cannelées et renfermant entre leurs bractées des macrospores triradiées, il ne paraît pas douteux que les deux groupes, des Sigillaires sans côtes et des Sigillaires à côtes, aient été aussi étroitement alliés et aussi homogènes en ce qui regarde leur mode de reproduction qu'ils le sont par tous leurs caractères extérieurs ainsi que par la structure interne de leurs tiges.

Les Sigillaires sont, en fin de compte, de véritables Lycopodinées, comme les Lépidodendrons, et semblent, par la disposition de leurs sporanges et le mode de dissémination de leurs spores, se rapprocher particulièrement des Isoétées.

Le genre *Sigillaria* n'est connu avec certitude qu'à partir de Culm, où il est, d'ailleurs, fort rare ; mais il abonde dans le Westphalien et le Stéphanien, représenté surtout, dans le premier de ces étages, par des espèces à écorce cannelée, et dans le second par des espèces sans côtes, dont la plupart se continuent dans le Permien. Il semble même qu'il ait persisté jusqu'au début de l'époque triasique, un fragment

---

(1) Gr. Eury *c*.

de tige du Grès bigarré de Commern paraissant devoir lui être rapporté (1) ; mais on n'en retrouve plus ensuite aucune trace.

Stigmariées.

On désigne sous le nom générique de *Stigmaria* Brongniart des branches cylindriques, parfois divisées par dichotomie, marquées de cicatrices circulaires à contour saillant, ombiliquées au centre, disposées en quinconce et plus ou moins rapprochées, auxquelles sont encore attachés, dans beaucoup de cas, des organes appendiculaires charnus, fusiformes, effilés en pointe à leur extrémité, quelquefois bifurqués, parcourus par un faisceau axile, et d'ordinaire régulièrement étalés à angle droit sur l'axe de la branche dont ils dépendent (fig. 139).

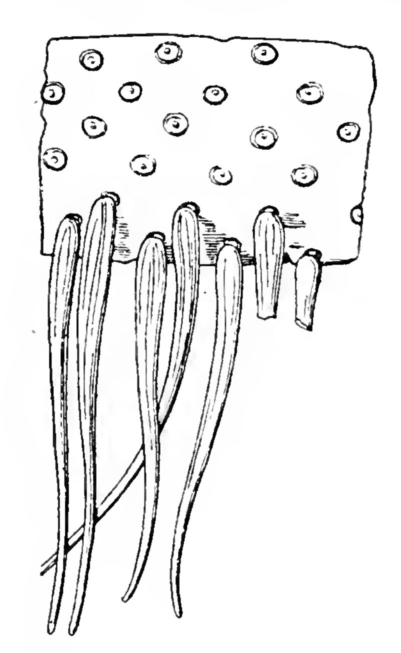


Fig. 139. — *Stigmaria ficoides* Sternberg (sp.), du Houiller. Fragment d'axe, avec organes appendiculaires en place ; réduit à 1/3 de grand. nat.

Ces *Stigmaria* ont été trouvés à diverses reprises partant de la base de troncs encore debout et reconnaissables, tantôt et plus généralement comme des troncs de Sigillaires, tantôt comme des troncs de Lépidodendrons. D'ordinaire, ces troncs se partagent à leur base en quatre grosses branches disposées en croix, étalées horizontalement ou légèrement plongeantes, qui se divisaient ensuite par une série de dichotomies successives. Les *Stigmaria*, qu'on rencontre depuis le Dévonien jusque dans le Permien, abondants surtout dans le Houiller et remplissant parfois le mur de certaines couches, représentent donc le système souterrain des Sigillariées et des Lépidodendrées. Leurs branches peuvent être plus ou moins étalées, bifurquées à plus ou moins grande distance, et

(1) Weiss *d*.

M. Grand'Eury a proposé le nom de *Stigmariopsis* pour les formes à branches plongeantes, à ramification fréquente, à diamètre rapidement décroissant, qui sont les plus fréquentes dans le Stéphanien et le Permien et paraissent correspondre aux Sigillaires sans côtes ; mais la distinction générique est souvent difficile, et il est même à peu près impossible, dans la plupart des cas, de distinguer parmi les Stigmariées des formes spécifiques tant soit peu caractérisées, les différences qu'on observe parfois dans le mode d'ornementation de l'écorce, dans la disposition de ses rides, se révélant en général comme de simples accidents locaux ; de fait, presque tous les échantillons rencontrés rentrent dans un seul et même type, *Stigmaria ficoides* Sternberg (sp.), qu'ils appartiennent à des Sigillariées ou à des Lépidodendrées, les unes et les autres ayant eu leur appareil souterrain constitué exactement de même, tout au moins en ce qui regarde les caractères extérieurs.

Un assez grand nombre d'échantillons à structure conservée ont été recueillis, tant aux environs d'Autun qu'en Allemagne et en Angleterre : ils ont offert en général (1) une moelle centrale entourée à la périphérie de faisceaux, d'ordinaire peu importants, de bois centripète ; parfois même ces faisceaux semblent manquer, ayant été détruits avant la fossilisation ; plus rarement ils présentent un développement assez notable, rappelant beaucoup ceux des tiges de Sigillaires, se reliant parfois entre eux de manière à former un anneau continu autour de la moelle, ou même constituant un axe central tout à fait plein ; mais il semble que cette absence de tissu médullaire n'ait été constatée que sur les échantillons de petit diamètre, comme cela a lieu chez les Lépidodendrons du type du *Lep. selaginoides*. A ces faisceaux de bois primaire, composés de trachéides rayées, sont accolés extérieurement des coins de bois secondaire à

(1) RENAULT *g, i, r*; WILLIAMSON *b*; SOLMS *a*.

développement centrifuge, formés de trachéides rayées disposées en files rayonnantes avec interposition de rayons médullaires, et constituant un anneau continu entouré lui-même d'une assise génératrice.

L'écorce, en grande partie formée de tissu parenchymateux, est ordinairement conservée ; certains échantillons des environs d'Autun, sur lesquels elle a pu être étudiée, ont montré dans la zone corticale externe des bandes prosenchymateuses entre-croisées, rappelant un peu le type *Dictyoxylon*. Les cordons qui se rendent aux organes appendiculaires prennent naissance à la périphérie du bois primaire, à son contact avec le bois secondaire ; ils présentent, non seulement dans la traversée de la tige, mais dans les appendices eux-mêmes, où ils ont pu être suivis, une section triangulaire à pointe tournée vers le haut et occupée par un groupe de trachéides de faible calibre, auquel s'accolent extérieurement, c'est-à-dire sur le bord inférieur, des trachéides plus larges, souvent disposées en files rayonnantes, avec liber collatéral.

Williamson, considérant ces faisceaux comme des faisceaux radiculaires unipolaires, comparables à ceux des Lycopodes et des *Isoetes*, regardait les *Stigmaria* comme de véritables racines. M. Renault a montré qu'il fallait plutôt voir en eux des rhizomes, plusieurs des échantillons étudiés par lui ayant offert, à l'intérieur d'organes appendiculaires d'ailleurs semblables quant à leur apparence extérieure, deux types différents de faisceaux libéroligneux, les uns diploxylés, c'est-à-dire formés, du côté de l'axe, d'un cordon primaire centripète, et extérieurement d'une série de lames rayonnantes de bois secondaire disposées en éventail, avec liber externe, les autres à section également triangulaire, mais avec éléments trachéens à chacun de leurs angles et à développement centripète ; les premiers représentant des faisceaux foliaires, les seconds des faisceaux de racines tripolaires ; de fines radicelles ont même été observées se

détachant des angles de ceux-ci. Les organes appendiculaires des *Stigmaria* représentent donc, pour la plupart, des feuilles, probablement souterraines, interprétation qui concorde bien avec leur disposition en quinconce régulier ; entre ces feuilles naissaient des racines, à peu près semblables aux feuilles par leur aspect extérieur, et de la présence desquelles dépendent sans doute les irrégularités qu'on observe parfois dans la répartition des cicatrices, principalement sur la face inférieure des échantillons.

Enfin, cette interprétation a été confirmée par les observations de M. Grand'Eury (1), qui a pu constater la formation, sur certaines branches de *Stigmaria*, de bourgeons ou de bulbes qu'il a retrouvés à différents degrés de développement, et qu'il a reconnus ainsi représenter le premier stade de troncs de Sigillaires.

Type générique d'attribution incertaine.

On a généralement rapporté aux Lycopodinées, en le rapprochant des *Psilotum*, un type générique encore énigmatique, du Silurien supérieur et du Dévonien de l'Amérique du Nord, décrit par Sir W. Dawson sous le nom de *Psilophyton* (2) et dont l'espèce principale, *Ps. princeps*, offrirait des rameaux dichotomes dépendant d'un rhizome traçant, enroulés en crosse à leur sommet, et munis de petits appendices spiniformes, regardés comme des feuilles ; divers échantillons ont montré des sporanges coriaces, ovoïdes ou fusiformes, pendant à l'extrémité des dernières ramifications. Mais la dépendance mutuelle de ces divers organes ne paraît pas établie d'une façon assez décisive pour qu'on ne puisse se demander s'ils proviennent bien tous de la même plante et si quelques-uns d'entre eux ne devraient pas être rappor-

(1) Gr. Eury *c*.

(2) Dawson *a*, *b*, *c*.

tés aux Fougères, les autres pouvant appartenir à des Lycopodinées. Des observations plus complètes et plus positives seront nécessaires pour qu'on puisse formuler une appréciation à l'égard de ce type générique, mentionné ici à raison même de sa singularité et des affinités complexes qu'il semblerait posséder.

PHANÉROGAMES GYMNOSPERMES

De même que les Cryptogames vasculaires, les Gymnospermes fossiles comprennent, à côté de types directement assimilables à ceux que nous avons aujourd'hui sous les yeux, des formes éteintes depuis plus ou moins longtemps et dont il n'est pas toujours facile de fixer la place dans les cadres de la classification établie pour les plantes vivantes. La plupart d'entre elles se rapprochent assez, cependant, de telle ou telle des classes actuelles pour pouvoir y être rattachées, sauf, pour quelques-unes, à les considérer comme y constituant un ordre à part, ainsi qu'on est forcé de le faire, par exemple, pour les Bennettitées par rapport aux Cycadinées. D'autres s'éloignent trop des unes et des autres de ces classes pour pouvoir trouver place au milieu d'elles et ont dû, de même que les Sphénophyllées parmi les Cryptogames vasculaires, être groupées dans une classe spéciale, comme les Cordaïtées. D'autres encore sont trop imparfaitement connues pour qu'il soit possible d'apprécier exactement leurs affinités, à ce point que pour certaines d'entre elles, représentées seulement par des portions de tiges à structure conservée, l'attribution même aux Gymnospermes, quelque vraisemblable qu'elle soit, n'offre pas un caractère de certitude absolue. Enfin on connaît, particulièrement à l'époque houillère, un grand nombre de types de graines, que l'étude anatomique a montrées être des graines de Gymnospermes, sans qu'on puisse les raccorder aux organes végétatifs aux-

quels elles correspondaient et qui, d'ailleurs, ne nous sont peut-être pas connus.

Sans vouloir entrer dans trop de détails sur ces types encore un peu problématiques non plus que sur ces nombreuses formes de graines, il paraît utile de mentionner au moins les principaux d'entre eux ; je leur consacrerai donc quelques mots à la suite de l'examen du groupe de Gymnospermes qui paraît être le plus ancien en date, celui des Cordaïtées, et avant d'aborder les groupes encore vivants aujourd'hui, des Cycadinées, des Salisburiées, des Conifères et des Gnétacées.

CORDAÏTÉES

Les Cordaïtées ont pour type principal le genre *Cordaites* Unger, établi sur des empreintes de feuilles ovales-lancéolées ou spatulées, tantôt aiguës, tantôt arrondies au sommet, de longueur variable depuis quelques centimètres jusqu'à plusieurs décimètres, parcourues par de nombreuses nervures parallèles ou très faiblement divergentes se divisant de loin en loin par dichotomie (fig. 140).

Ces feuilles, qui se rencontrent à divers niveaux depuis le Dévonien jusque dans le Permien, fréquentes surtout dans la formation houillère, avaient été lontemps considérées comme des feuilles de Monocotylédones, et quelques-unes d'entre elles, réunies en bouquet et étalées en éventail, avaient été prises pour des feuilles flabelliformes de Palmier.

Les recherches de M. Grand'Eury d'abord, puis de M. Renault (1), ont permis de raccorder les unes aux autres les différentes parties des végétaux auxquelles elles appartenaient et de se rendre compte de leur port comme des principaux détails de leur constitution.

---

(1) Gr. Eury *a* ; Renault *f, r*.

Les Cordaïtes étaient des végétaux arborescents, susceptibles d'atteindre une hauteur de 30 à 40 mètres, se ramifiant abondamment, mais sans régularité, et ne portant de feuilles que sur leurs dernières branches. Ces feuilles, disposées en hélice, laissaient, après leur chute, sur les rameaux (*Cordaicladus* Gr. Eury) des cicatrices transversales à contour elliptique surbaissé, marquées de plusieurs cicatrices ponctiformes correspondant au passage des faisceaux libéroligneux. L'axe de la tige et des rameaux était occupé par une large moelle, massive à l'état jeune, condensée plus tard en une série de diaphragmes transversaux ou légèrement obliques, irrégulièrement répartis, mais toujours assez rapprochés : les sédiments étant venus à remplir la cavité médullaire des fragments de tiges ou de rameaux entraînés dans les bassins de dépôt, on trouve assez fréquement le moulage de cette cavité, sous la forme de cylindres pierreux de diamètre variable ou de prismes à angles arrondis, présentant des sillons transversaux plus ou moins profonds, marquant les étranglements qui correspondaient aux diaphragmes de moelle : ces moules internes, connus sous le nom générique d'*Artisia* Sternberg, avaient été considérés primitivement comme des tiges de Monocotylédones comparables à celles des *Yucca* ou des *Dracæna*.

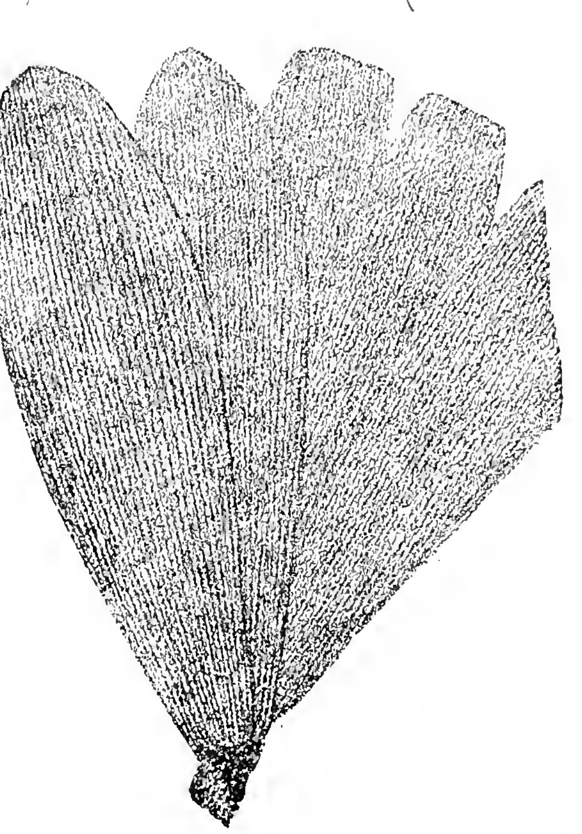


Fig. 140. — *Cordaites lingulatus* Grand'Eury, du Stéphanien. Bouquet de feuilles encore attachées au rameau, réduit (d'après Grand'-Eury).

Autour de cette moelle centrale existe un anneau ligneux d'épaisseur variable, considérable souvent, à développement exclusivement centrifuge, composé d'abord de trachées spiralées ou annelées, puis de trachéides réticulées ou

rayées, représentant probablement le bois primaire, et ensuite de trachéides ponctuées, marquées sur leurs faces radiales de ponctuations aréolées plurisériées, à aréoles contiguës et polygonales, comparables à celles des *Araucaria*. Entre les lames ligneuses s'intercalent des rayons médullaires souvent composés. A la périphérie existe une zone cambiale annulaire. L'écorce, généralement formée de tissu subéreux dans sa région interne est composée plus en dehors de tissu parenchymateux parcouru fréquemment par des tubes gommeux et par des cordons ou des lames, d'importance variable, de fibres hypodermiques. Les faisceaux foliaires prennent naissance à la périphérie de la moelle et présentent cette particularité, tout au moins une fois entrés dans les feuilles, qu'ils sont diploxylés comme ceux des Cycadinées, les éléments trachéens s'y trouvant, non sur leur bord interne, mais à l'intérieur et au delà de leur centre de figure, plus près du bord externe, la portion du faisceau tournée vers l'axe étant formée de trachéides rayées et ponctuées de large calibre, à développement centripète, et la portion tournée

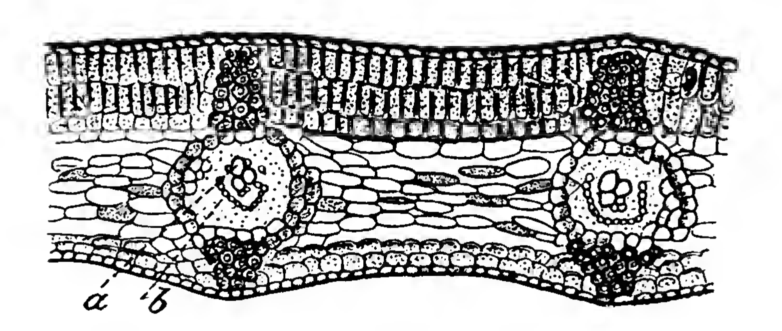


Fig. 141. — Coupe transversale d'une feuille de *Cordaites lingulatus*, grossie 50 fois : *a*, bois centripète ; *b*, arc de bois centrifuge (d'après Renault).

en dehors, à développement centrifuge, de trachéides ponctuées plus fines, disposées en arc sur un ou plusieurs rangs. Le liber est placé sur le bord externe. Chaque nervure est accompagnée de deux bandes de fibres hypodermiques placées l'une au-dessus d'elle, l'autre au-dessous, donnant naissance sur la face inférieure comme sur la face supérieure du limbe à une nervure plus ou moins saillante qui marque le

parcours de chaque cordon libéroligneux (fig. 141). Entre deux nervures voisines s'intercalent généralement d'autres bandes hypodermiques semblables, ordinairement moins développées, qui forment à la surface du limbe des nervures plus fines courant entre les nervures proprement dites. On distingue souvent, entre ces nervures, de fines rides transversales, dues à l'existence dans le tissu de lacunes allongées perpendiculairement à l'axe de la feuille.

Le nombre et la force relative de ces nervures, combinés avec la forme générale et la dimension des feuilles, ont permis d'établir parmi les *Cordaites* un nombre assez important d'espèces, dont la distinction, il est vrai, ne laisse pas d'être parfois assez délicate. Elles ont été réparties dans trois genres, désignés par M. Grand'Eury sous les noms de *Cordaites*, *Dorycordaites* et *Poacordaites*, le dernier de ces noms étant créé pour les feuilles linéaires, beaucoup plus longues que larges, plus ou moins graminiformes, à nervures généralement inégales, tandis que les feuilles ovales-lancéolées, à limbe plus large, à bords non parallèles, se répartissent dans les deux autres genres, d'après les caractères de leur nervation : le genre *Dorycordaites* comprend les feuilles à nervures fines, toutes égales, très serrées, à contour lancéolé généralement aigu au sommet, le nom de *Cordaites* demeurant réservé pour les feuilles à nervures inégales, deux nervures fortes comprenant entre elles une ou plusieurs nervures fines.

Des inflorescences, tant mâles que femelles, désignées sous le nom générique de *Cordaianthus*, ont été observées fréquemment en rapport avec des rameaux de Cordaïtes encore munis de leurs feuilles, et par conséquent déterminables ; quelques-unes ont été trouvées silicifiées et ont pu être étudiées anatomiquement. Elles affectent généralement la forme d'un épi, composé de petits bourgeons floraux ou d'épillets, tantôt distiques, tantôt disposés en hélice autour de l'axe. Les inflorescences mâles sont formées

d'étamines constituées par un filet portant à son sommet trois ou quatre anthères tubuleuses, disséminées entre des bractées stériles, ou bien groupées au centre de ces bractées et couronnant le sommet du bourgeon (fig. 142). Les inflorescences femelles sont tantôt composées simplement d'ovules placés à la base des bractées et formant un épi distique, tantôt de bourgeons comprenant chacun plusieurs bractées portant à leur aisselle ou entourant un nombre variable d'ovules brièvement pédicellés. Les ovules sont toujours orthotropes, et présentent au sommet du nucelle une chambre pollinique dans laquelle sont fréquemment groupés des grains de pollen ; il a même été rencontré de ces grains encore engagés dans le canal micropylaire. Les grains de pollen des Cordaïtes sont ovoïdes et se montrent habituellement segmentés à l'intérieur en plusieurs cellules ; mais il semble, au moins dans un certain nombre de cas, qu'il n'y ait pas segmentation réelle et que cette apparence de cloisonnement provienne simplement de plissements profonds de l'intine (1). Aucun de ces grains n'a jamais offert de tube pollinique et M. Renault avait pensé d'après cela qu'ils avaient pu émettre des anthérozoïdes ; la découverte, due à MM. Ikeno et Hirasé, d'anthérozoïdes chez les *Cycas* et chez le *Ginkgo* (2) a prouvé que cette hypothèse n'avait rien que de parfaitement vraisemblable.

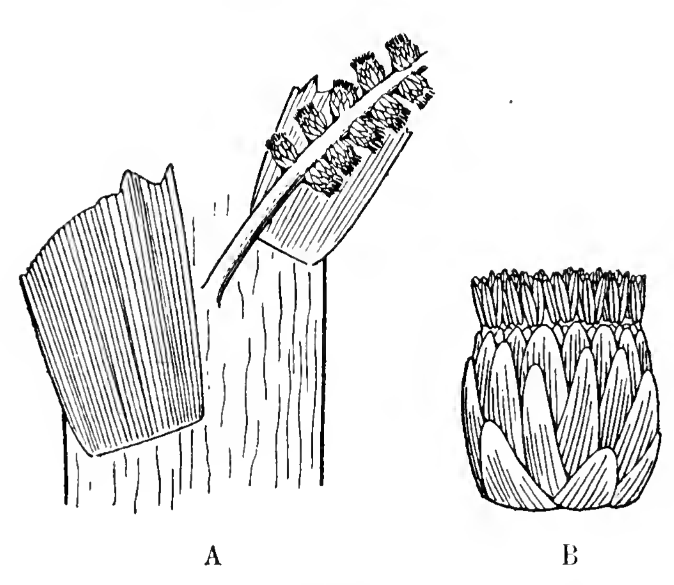


Fig. 142. — A, fragment de rameau de *Cordaites angulosostriatus* Grand'Eury, du Stéphanien, portant une inflorescence mâle, réduit aux 2/3 de grand. nat. ; B, bourgeon floral grossi, montrant les anthères saillantes.

(1) Bertrand *c*.

(2) Ikeno *a* ; Hirasé *a*.

Les ovules, comme les graines mûres, sont presque toujours plus ou moins aplatis, avec un contour ovale ou cordiforme : le faisceau vasculaire qui aboutit à leur base se divise en deux parties, dont l'une se partage en branches nombreuses qui enveloppent, en formant une sorte de coupe, la portion inférieure du nucelle, tandis que l'autre se bifurque en deux cordons opposés qui s'élèvent dans les téguments, en suivant le plan de symétrie. Les graines des *Cordaites*, désignées sous le nom de *Cordaicarpus* Geinitz, sont généralement cordiformes, plus ou moins échancrées à la base,

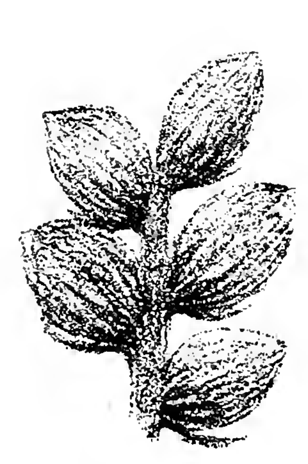


Fig. 143. — Inflorescence femelle de *Cordaites* avec graines (*Cordaicarpus*) atteignant presque leur développement normal ; grand. nat. (d'après Grand' Eury).

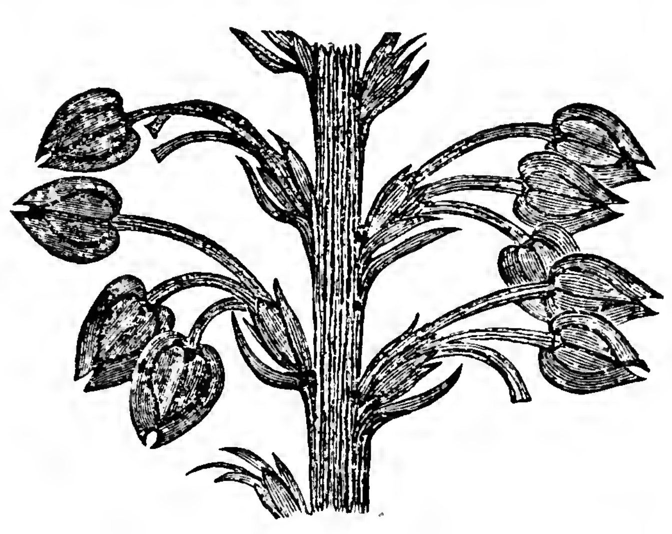


Fig. 144. — *Samaropsis Pitcairniæ* Lindley et Hutton (sp.), du Westphalien. Fragment d'inflorescence, grand. nat. (d'après Carruthers).

à enveloppe ligneuse entourée souvent d'un épisperme charnu; elles sont d'ordinaire sessiles ou très brièvement pédicellées (fig. 143).

Chez quelques-unes d'entre elles, que M. Grand'Eury rapporte aux *Dorycordaites*, le pédicelle s'allonge considérablement à la maturité, bien au delà du sommet des bractées constituant l'épillet ou le bourgeon floral ; les graines portées par ces pédicelles sont ordinairement de petite taille, et munies dans leur plan de symétrie d'une aile membraneuse habituellement échancrée au sommet ; ces graines ailées sont désignées sous le nom générique de *Samaropsis* (fig. 144).

Les Cordaïtées se rapprochent des Cycadinées par leur

large moelle, par la constitution de leur faisceau foliaire, par la disposition du système vasculaire de leurs graines; mais elles s'en écartent par leur abondante ramification, par leurs feuilles simples, par leurs inflorescences mâles, dont la constitution, avec de véritables étamines, tendrait plutôt à les rapprocher des Gnétacées. Elles n'ont, d'ailleurs, avec les Conifères que des analogies encore plus éloignées, et doivent par conséquent être considérées comme constituant une classe particulière parmi les Gymnospermes.

Il ne me paraît pas douteux qu'il faille rattacher aux Cordaïtées un genre de la flore houillère et permotriasique de la région australo-indienne, sud-américaine et sud-africaine, le genre *Nœggerathiopsis* O. Feistmantel, à feuilles semblables à celles des *Cordaites* ou des *Poacordaites* et n'en différant guère que par l'absence de nervures fines entre les nervures correspondant aux faisceaux libéroligneux; ces feuilles n'ont été trouvées qu'isolées, mais il a été rencontré avec elles, dans les gisements probablement rhétiens du Tonkin, des lambeaux d'écorce portant des cicatrices foliaires de dimensions correspondant à celles de leurs bases d'insertion et offrant exactement l'aspect et la disposition de celles des *Cordaicladus* (1).

Il semble, d'ailleurs, que ce type des Cordaïtées, généralement considéré comme essentiellement paléozoïque, ait persisté, avec un moindre développement, pendant une grande partie de la période secondaire et qu'il faille lui rapporter un certain nombre de genres établis sur des feuilles linéaires-lancéolées à nervures parallèles, et dont quelques-uns avaient été classés parmi les Monocotylédones, à raison notamment de la présence, entre les nervures, de nervilles transversales plus ou moins nettes provenant peut-être sim-

---

(1) Zeiller *c*.

plement de l'existence, dans le parenchyme, de lacunes analogues à celles des feuilles de Cordaïtes (1). La présence, dans le Lias moyen, de moules d'étuis médullaires à sillons circulaires transversaux, du type *Artisia* (2), constitue un puissant argument à l'appui de cette attribution. Parmi les genres qui représenteraient ainsi les Cordaïtées dans la flore secondaire, je mentionnerai, sans entrer dans plus de détails, le genre *Yuccites* Schimper et Mougeot, dont on rencontre les feuilles à différents niveaux dans le Trias et le Jurassique et auquel correspondent peut-être ces *Artisia* du Lias, le genre *Eolirion* Schenk, de l'Urgonien de la Moravie et du Groënland, à feuilles linéaires disposées le long du rameau comme celles des Cordaïtes, et le genre *Krannera* Corda, du Crétacé moyen de l'Autriche, à feuilles lancéolées à sommet arrondi, tout à fait semblables par la nervation comme par la forme à celles des *Cordaites* houillers.

On a rencontré également des feuilles semblables à celles des *Poacordaites* à la fois par leur forme linéaire allongée et par leur nervation, mais qui, au lieu d'être éparses le long des rameaux, se sont montrées réunies en bouquets sur de très courts ramules, comme celles des Mélèzes ou des Ginkgos : le genre *Desmiophyllum* Lesquereux, du Houiller des États-Unis (3), a été établi sur un rameau portant un certain nombre de ramules latéraux ainsi réduits chacun à un bouquet de feuilles; le genre *Phœnicopsis* Heer, du Jurassique de la Sibérie et de la Norvège (4), comprend des ramules détachés, composés chacun d'un certain nombre de feuilles groupées de même en bouquet et entourées d'écailles à leur base. On peut se demander si ces types génériques ne devraient pas être rapprochés plutôt des Cordaïtées que

(1) Compter *a*.
(2) Lignier *b*.
(3) Lesquereux *c*.
(4) Heer *d*.

des Salisburiées ou des Conifères, près desquelles ils avaient été provisoirement placés. Mais tant qu'on ne connaîtra de ces divers genres que les organes foliaires, on ne pourra se prononcer sur leurs véritables affinités.

TYPES GÉNÉRIQUES D'ATTRIBUTION INCERTAINE

Parmi les types génériques mentionnés plus haut comme trop imparfaitement connus pour qu'il soit possible de fixer d'une façon positive la place qu'ils doivent occuper dans la classification, les uns sont représentés seulement par des fragments de tiges ou de rameaux à structure conservée, d'autres par des organes foliaires observés soit en empreintes, soit à l'état silicifié, et dont quelques-uns sont transformés en appareils reproducteurs. Il ne sera fait mention ici que des plus remarquables d'entre eux.

Le genre *Poroxylon* Renault, établi sur des échantillons silicifiés du Stéphanien de la Loire et du Permien des environs d'Autun (1), comprend des tiges et des rameaux pourvus au centre d'une moelle assez développée, autour de laquelle sont répartis un certain nombre de faisceaux constitués à la fois comme ceux qu'on observe à la même place dans les tiges des *Lyginopteris*, et comme les faisceaux foliaires des Cycadinées, c'est-à-dire à éléments trachéens situés à quelque distance en dedans de leur bord externe, et comprenant ainsi, d'un côté des éléments à développement centripète, à savoir d'abord des trachéides rayées, puis des trachéides à ponctuations aréolées plurisériées, et de l'autre des éléments à développement centrifuge consistant en trachéides aréolées. Au bord externe de ces faisceaux s'accolent des lames rayonnantes de bois secondaire, compo-

(1) Bertrand et Renault *a*.

sées de trachéides munies sur leurs faces radiales de ponctuations aréolées plurisériées, avec rayons médullaires simples ou composés, formant un anneau ligneux continu souvent fort épais ; cet anneau ligneux est entouré à la périphérie d'une assise cambiale, à laquelle succède une zone libérienne constituée par des cellules parenchymateuses alternant régulièrement, le long d'un même rayon, avec des tubes criblés. Les faisceaux périmédullaires sont en continuité directe avec les faisceaux foliaires, chacun d'eux se dirigeant à son extrémité supérieure vers une feuille, et se raccordant à son extrémité inférieure avec un des faisceaux voisins. Dans leur région inférieure, ils se dépouillent peu à peu de leur bois centripète et ne sont plus formés que d'éléments centrifuges ; dans les feuilles, au contraire, la portion centripète se montre largement développée ; le liber y est accolé, comme dans la tige, au bord externe du bois centrifuge. Ces feuilles ont présenté un limbe épais, parcouru par de nombreuses nervures dichotomes, à bord probablement entier, souvent replié en dessous, atténué à la base en un pétiole d'un centimètre au moins de largeur. Les rameaux naissaient à l'aisselle des feuilles. Les racines, grêles, munies d'un faisceau bipolaire, offrent la structure des racines de Gymnospermes.

Ainsi constituées, les tiges des Poroxylons rappellent quelque peu celles des *Lyginopteris*, mais ici le faisceau libéroligneux des appendices foliaires, au lieu de perdre son bois centrifuge et de devenir concentrique en quittant la tige, demeure diploxylé et collatéral ; de plus la ramification est nettement axillaire. Ces faisceaux foliaires sont constitués, d'autre part, comme ceux des Cycadinées, avec cette différence toutefois que leurs éléments centripètes apparaissent dans la tige même ; mais cette particularité ne fait pas obstacle à un rapprochement entre les *Poroxylon* et les Cycadinées, la présence d'éléments ligneux à développement centripète ayant été récemment constatée par M. Scott

chez ces dernières dans les pédoncules des cônes mâles ou femelles de plusieurs genres (1). Les *Poroxylon* paraissent donc devoir être rapprochés des Cycadinées plutôt que des Cycadofilicinées, et classés parmi les Gymnospermes, bien qu'on n'ait encore aucun renseignement sur la nature de leurs organes reproducteurs.

M. Renault a également rapproché des Cycadinées, sous le nom de *Cycadoxylées*, des tiges trouvées dans le Permien des environs d'Autun (2), dans lesquelles il a observé plusieurs anneaux ligneux concentriques, continus ou discontinus, avec tissu parenchymateux interposé entre eux, formés de lames rayonnantes, souvent très étroites, de trachéides aréolées, séparées par de larges bandes médullaires; à l'origine de chaque lame on remarque quelques trachéides rayées; mais les anneaux ou portions d'anneaux ligneux internes se montrent orientés en sens inverse des portions correspondantes de l'anneau externe, tournant leur liber vers le centre de la tige, de sorte que l'ensemble de ces bandes ligneuses externes et internes offre une disposition très analogue à celle des stèles rubanées périphériques des *Medullosa*, lorsque celles-ci se montrent soudées en un anneau continu ou presque continu suivant le type gamostèle. M. Renault avait, d'ailleurs, à raison de cette analogie, rattaché les *Medullosa* à ses Cycadoxylées, mais les deux genres *Cycadoxylon* Renault et *Ptychoxylon* Renault, qui constituent essentiellement le groupe des Cycadoxylées, paraissent s'écarter des *Medullosa* par plusieurs caractères : les bandes ligneuses de leurs tiges ne forment pas toujours des anneaux fermés, leurs extrémités se repliant parfois l'une par-dessus l'autre sans se rejoindre; les faisceaux de bois primaire répartis dans la moelle des stèles des *Medullosa*

(1) Scott *a*.

(2) Renault *r*.

semblent faire défaut, de même que les stèles cylindriques de petit diamètre qu'on observe généralement dans la région centrale des tiges de ces mêmes *Medullosa;* enfin les faisceaux foliaires, tout au moins dans le genre *Ptychoxylon*, sont nettement diploxylés, comprenant sur leur bord interne un groupe de trachéides rayées et ponctuées à développement centripète, auquel s'accolent des lames rayonnantes de bois centrifuge; de plus, dans ce dernier genre la tige paraît avoir émis des rameaux régulièrement disposés en hélice.

Ces tiges de Cycadoxylées présentent ainsi des affinités diverses, rappelant les Médullosées d'une part, et se rapprochant de l'autre des Cycadinées; jusqu'à plus ample informé leur position demeure indécise.

Le genre *Doleropteris* Grand'Eury (*Dolerophyllum* Saporta) ne donne pas lieu aux mêmes incertitudes, la connaissance qu'on a de ses organes mâles permettant de le classer sans hésitation parmi les Gymnospermes (1). Il a été établi (2) pour des feuilles du Stéphanien et du Permien, à contour orbiculaire ou réniforme, échancrées en cœur à leur base, à nervation rayonnante formée de nervures arquées plusieurs fois dichotomes, ressemblant beaucoup, sauf leurs dimensions plus grandes, aux pinnules cycloptéroïdes des *Nevropteris*, mais à limbe plus charnu, parcouru entre les nervures par de nombreux canaux gommeux. Ces feuilles ont été trouvées également silicifiées, parfois encore groupées et enroulées les unes autour des autres en gros bourgeons coniques; leurs cordons libéroligneux sont diploxylés, formés d'un faisceau centripète de trachéides rayées et d'un arc centrifuge de trachéides rayées et ponctuées, avec liber externe, rappelant ainsi ceux des Cordaïtées comme des Cycadinées. Ces feuilles sont accompagnées de

(1) Renault *r*.

(2) Gr. Eury *a*.

feuilles de même forme, mais de dimensions beaucoup moindres, dont le parenchyme est creusé de nombreuses logettes tubuleuses renfermant de gros grains de pollen ellipsoïdaux présentant deux sillons longitudinaux rapprochés (fig. 145), suivant lesquels l'exine se fendait, l'intine, toujours pluricellulaire, devant s'échapper par l'ouverture résultant du départ de cette sorte d'opercule. M. Renault a désigné ces grains de pollen sous le nom de *prépollinies;* il en a observé de très analogues, dépouillés de leur exine, dans la chambre pollinique de certaines graines silicifiées, et a constaté sur les parois externes des cellules de l'intine des perforations qu'il présume avoir pu servir à l'émission d'anthérozoïdes.

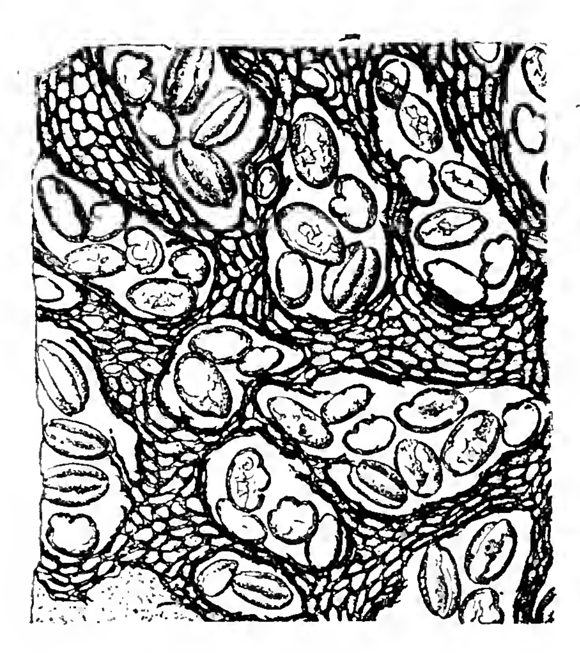


Fig. 145. — Coupe d'un androphylle de *Doleropteris*, grossie, montrant les loges à grains de pollen (d'après Renault).

On ne peut faire toutefois que des conjectures relativement à l'attribution de ces graines aux *Doleropteris*, sur les inflorescences femelles desquelles on ne possède aucun renseignement.

Il n'est peut-être pas inutile de faire observer que, malgré la grande ressemblance de forme et de nervation qui existe entre les *Cyclopteris* et les feuilles des *Doleropteris*, on ne peut songer à rapprocher ceux-ci des Névroptéridées et à tirer de la constitution de leurs inflorescences mâles un argument en faveur de l'attribution des Névroptéridées et, en termes plus généraux, des Médullosées aux Gymnospermes, les faisceaux foliaires des *Nevropteris*, comme ceux des *Alethopteris*, et en général des *Myeloxylon*, étant dépourvus de bois centrifuge, tandis que ceux des *Doleropteris* sont nettement diploxylés ; la ressemblance est donc purement extérieure.

En l'absence de tout renseignement sur la structure des tiges de *Doleropteris*, sur leur mode de ramification, et sur la constitution des inflorescences femelles, il est impossible de préciser la place à assigner à ce genre parmi les Gymnospermes.

GRAINES DE GYMNOSPERMES

On rencontre fréquemment à l'état fossile des graines isolées, appartenant à des types très divers, dont un certain nombre, provenant principalement des terrains secondaires, ont présenté des caractères extérieurs assez tranchés pour permettre leur rattachement tantôt à la classe des Cycadinées et tantôt à la classe des Conifères, lesquelles sont représentées l'une et l'autre assez abondamment dans les mêmes terrains. Pour celles des terrains paléozoïques, l'étude anatomique qui a pu en être faite, notamment par Ad. Brongniart et par M. Renault (1), sur des échantillons à structure conservée, a montré que ces graines étaient toutes des graines orthotropes, munies, au sommet du nucelle, d'une chambre pollinique, et se rapprochant des graines des Cycadinées par le mode de division du faisceau chalazien, qui se divise à la base en deux parties, dont l'une, la plus interne, se ramifie de manière à former autour du nucelle une sorte de cupule montant parfois jusqu'à son sommet, et dont l'autre se partage en un certain nombre de branches disposées symétriquement, qui s'élèvent dans les téguments : dans beaucoup de cas la conservation s'est trouvée assez parfaite pour qu'on pût observer les archégones ou corpuscules, placés au sommet du sac embryonnaire, généralement au nombre de deux. Une constitution semblable a été signalée plus haut pour les graines des Cordaïtées, et une

(1) Brongniart *f*; Renault *g*, *l*, *r*.

bonne part des graines fossiles des formations paléozoïques doivent appartenir à cette classe.

Mais l'étude de ces graines a fait reconnaître parmi elles un certain nombre de types, de valeur vraisemblablement générique, très supérieur à celui des types génériques établis sur les organes végétatifs des mêmes formations susceptibles d'être rapportés aux Gymnospermes. Cette disproportion peut s'expliquer de diverses manières : il est possible, d'abord, que, parmi les organes végétatifs que nous observons à l'état d'empreintes, nous ne connaissions que ceux des plantes qui occupaient le voisinage immédiat des bassins de dépôt, les feuilles de celles qui vivaient à plus grande distance, dans des stations plus élevées, ayant pu ne pas parvenir dans ces bassins ou du moins n'y parvenir que dans un état de macération et de lacération équivalant à une destruction complète, tandis que leurs graines, plus résistantes, seraient arrivées à peu près intactes, de même que des fragments de leurs bois, dans les bassins de dépôt, où les eaux chargées de matières minérales ont, dans quelques cas, pénétré leurs tissus et conservé les détails de leur organisation. Il se peut, d'autre part, que des plantes à feuilles à peu près semblables d'aspect aient porté des graines de types différents et que nous confondions sous un même nom générique des organes végétatifs provenant de plantes génériquement distinctes : c'est ainsi, par exemple, s'il s'agissait de Conifères actuelles, qu'on pourrait aisément confondre, en empreintes, des rameaux d'*Araucaria* avec des rameaux de *Cryptomeria*, des rameaux de certaines Taxinées avec ceux de certaines Abiétinées. La deuxième hypothèse est donc tout aussi plausible, pour le moins, que la première.

Enfin il faut reconnaître que cette disproportion entre les types de graines et les types de feuilles disparaîtrait s'il venait à être établi que les Cycadofilicinées, les Médullosées en particulier, avec leurs frondes d'*Alethopteris*, d'*Odontopteris* ou de *Nevropteris*, étaient des Gymnospermes à frondes filicoïdes

et non des Fougères; mais les faits constatés sont peu favorables à une telle interprétation, les graines, nombreuses et variées dans le Stéphanien et le Permien, étant relativement rares dans le Westphalien, où les *Alethopteris* et les *Nevropteris* sont particulièrement abondants et diversifiés; elles manquent même presque complètement dans des dépôts, tels notamment que ceux des environs d'Héraclée en Asie Mineure, où ces deux derniers genres sont largement représentés. Quant aux Sigillaires et aux Calamodendrées, auxquelles on avait songé jadis à rapporter quelques-unes de ces graines, outre que l'on peut répéter pour les *Sigillaria* ce qui vient d'être dit pour les *Nevropteris* et les *Alethopteris*, leur mode de reproduction est aujourd'hui trop bien établi pour qu'on puisse les mettre en cause.

Il est donc vraisemblable que c'est dans l'une des deux premières hypothèses que doit être cherchée la solution du problème, mais il est à craindre qu'elle demeure longtemps, sinon toujours, incertaine.

Je ne mentionnerai ici qu'un certain nombre de ces types de graines, me bornant aux plus répandus ou à ceux qui offrent un intérêt plus particulier. Toutes ces graines de Gymnospermes paléozoïques peuvent, d'ailleurs, se répartir en deux groupes : les unes à symétrie bilatérale, plus ou moins comprimées ou aplaties; les autres à symétrie rayonnée, de forme ellipsoïdale ou ovoïde, parfois munies de carènes ou de crêtes longitudinales en nombre variable suivant les types considérés.

Graines à symétrie bilatérale.

Genre *Cardiocarpus* Brongniart. — Ce genre comprend des graines aplaties, à section transversale lenticulaire, souvent bicarénées, à contour cordiforme ou réniforme, plus ou moins échancrées en cœur à la base. Elles offrent géné-

ralement une coque ligneuse, entourée d'un épisperme charnu (fig. 146).

Un certain nombre d'entre elles ont été reconnues pour appartenir à des *Cordaites* et reportées dans le genre *Cordaicarpus*.

On trouve des graines de ce type à tous les niveaux du Houiller et du Permien.

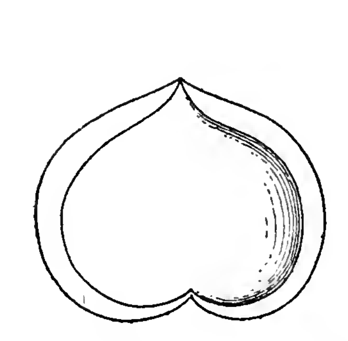


Fig. 146. — *Cardiocarpus reniformis* Geinitz, du Permien. Graine, réduite aux 2/3 de grand. nat.

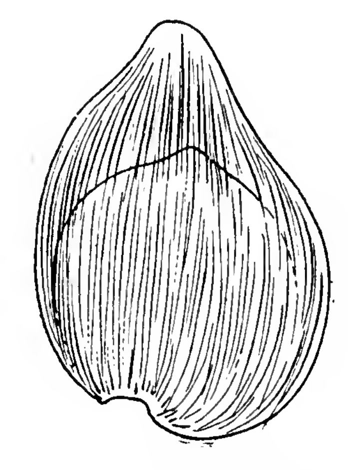


Fig. 147. — *Rhabdocarpus subtunicatus* Grand'Eury, du Stéphanien. Graine, réduite aux 3/4 de grand. nat.



Fig. 148. — *Samaropsis moravica* Helmhacker, du Permien. Graine, de grand. nat.

Genre *Rhabdocarpus* Gœppert et Berger. — Graines à contour ovoïde ou cordiforme, à coque dure entourée d'un épisperme plus ou moins charnu parcouru par de nombreuses fibres hypodermiques (fig. 147).

Ce genre est surtout répandu dans le Stéphanien et le Permien.

Genre *Samaropsis* Gœppert. — Graines généralement assez petites, elliptiques, ovoïdes ou réniformes, parfois échancrées au sommet, munies tout le long de leur contour, dans leur plan diamétral principal, d'une aile membraneuse plus ou moins développée (fig. 144, 148). Le contour général de l'aile est d'ailleurs très variable, tantôt orbiculaire, tantôt longuement elliptique, dépassant les extrémités de la graine et susceptible de rappeler quelque peu l'aspect des fruits d'Ailantes ou de Frênes.

Ce type de graines, dont quelques espèces paraissent devoir appartenir à des *Dorycordaites*, se montre depuis le Dévonien jusque dans le Permien.

Graines à symétrie rayonnée.

Genre *Trigonocarpus* Brongniart. — Graines ellipsoïdales, à coque ligneuse munie de trois carènes longitudinales saillantes, comprenant parfois entre elles des plis ou des carènes parallèles moins marqués (fig. 149).

De telles graines ont été rencontrées à différents niveaux, depuis le Dévonien jusque dans le Permien.

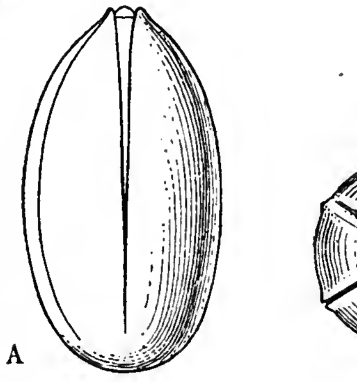


Fig. 149. — *Trigonocarpus Nœggerathi*, Sternberg (sp.), du Westphalien. Graine réduite aux 3/4 de grand. nat. : A, vue de côté ; B, vue en dessus.

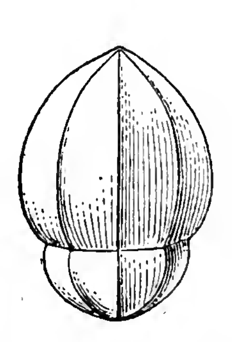


Fig. 150. — *Codonospermum anomalum* Brongniart, du Stéphanien. Graine, de grand. nat.

Genre *Polypterospermum* Brongniart. — Graines longuement ellipsoïdales, à section transversale hexagonale, munies de douze ailes longitudinales, dont six plus développées correspondant aux angles de la section et les six autres au milieu des intervalles des premières.

Ce type n'est connu que dans le Stéphanien.

Genre *Codonospermum* Brongniart. — Graines ovoïdes, parfois surbaissées, à section octogonale, divisées en deux parties par un léger sillon transversal, la partie supérieure renfermant le nucelle, la partie inférieure occupée par une chambre annulaire vide, devant jouer le rôle de flotteur (fig. 150).

Ce type de graines appartient au Stéphanien et au Permien.

Genre *Pachytesta* Brongniart. — Graines ellipsoïdales à section transversale circulaire, atteignant 8 ou 10 centimètres de longueur, à coque dure marquée de stries longitudinales nombreuses correspondant à des faisceaux libéroligneux.

Ces graines, du Stéphanien et du Permien, ont été trouvées parfois réunies au nombre de cinq ou six de part et d'autre d'un axe commun, affectant une disposition distique qui rappelle certaines inflorescences de Cordaïtes.

Genre *Gnetopsis* Renault. — Petites graines ellipsoïdales surmontées d'un appendice plumeux à trois ou quatre branches, qui devait servir à leur dissémination (fig. 151).



Fig. 151. — *Gnetopsis hexagona* Renault, du Stéphanien. Graine isolée, de grand. nat. (d'après Renault).

Un échantillon des environs de Saint-Étienne à structure conservée a montré à M. Renault de jeunes graines de ce type réunies au nombre de quatre dans des inflorescences composées de deux bractées opposées, soudées par leurs bords jusqu'au tiers environ de leur hauteur, plus ou moins profondément dentées à leur sommet et garnies de poils sur leur face ventrale; chaque bractée porte deux ovules, l'un à sa base, l'autre un peu au-dessus. M. Renault a considéré ces groupes de deux bractées, qu'il présume avoir dû être réunis en grappe ou en épi sur un axe commun, comme des ovaires rudimentaires comparables à ceux des Gnétacées, et il avait pensé que les *Gnetopsis* pouvaient appartenir aux Calamodendrées (1); mais on peut se demander si cette soudure partielle des bractées constitue

(1) Voir *supra*, p. 157.

bien un caractère suffisant pour faire attribuer ces inflorescences aux Gnétacées, dont aucun autre organe ne semble indiquer la présence dans la flore paléozoïque, les Calamodendrées devant d'ailleurs être rapportées aux Equisétinées.

La présence des *Gnetopsis* n'a été constatée avec certitude que dans le Stéphanien et à la base du Permien.

CYCADINÉES

Les Cycadinées sont représentées à l'état fossile principalement par des frondes, plus rarement par des troncs, dont les ressemblances générales avec les organes homologues des Cycadinées vivantes sont assez manifestes pour que leur attribution ne puisse, au moins pour le plus grand nombre, soulever de difficultés ; la plupart appartiennent à la flore secondaire, dans laquelle cette classe de Gymnospermes a eu un développement notable, du moins sous le rapport du nombre et de la variété des formes, car au point de vue de la taille les Cycadinées secondaires étaient, en général, bien inférieures à celles de l'époque actuelle. Excessivement rares dans la flore tertiaire de nos régions, elles ne se montrent non plus que très clairsemées dans la flore paléozoïque, n'y apparaissant qu'à l'époque permocarbonifère, pour se multiplier ensuite rapidement dès la fin de l'époque triasique. Avec ces frondes et avec ces troncs, on a rencontré parfois des organes fructificateurs, dont quelques-uns ressemblent de très près, soit à ceux de nos Cycadées, soit à ceux de nos Zamiées, tandis que les autres présentent une constitution toute particulière, aussi différente des cônes des Zamiées que des carpophylles des Cycadées proprement dites, dénotant l'existence, à côté de ces deux ordres encore vivants, d'un ordre actuellement éteint, celui des *Bennettitées*, ainsi nommé d'après le nom de son prin-

cipal genre; d'assez nombreuses tiges ont été reconnues comme correspondant à ces organes fructificateurs et ont pu être ainsi rapportées à cet ordre des Bennettitées; mais si l'on est fondé, d'après la proportion de ces tiges et de ces fructifications par rapport à celles qui paraissent provenir de Cycadées ou de Zamiées, à penser qu'un bon nombre des frondes de Cycadinées de la flore secondaire doivent appartenir aux Bennettitées, on demeure néanmoins dans l'incertitude, pour la majeure partie d'entre elles, quant à l'attribution individuelle. Aussi est-il impossible, du moins quant à présent, de chercher à répartir dans les trois ordres en question les types génériques établis sur les frondes détachées.

FRONDES DE CYCADINÉES

Ces frondes sont toutes des frondes simplement pinnées, mais dont quelques-unes passent, accidentellement ou normalement, à des frondes simples par la soudure de leurs folioles. Ces folioles offrent, d'ailleurs, des types semblables ou tout au moins analogues à ceux qu'on observe chez les Cycadinées vivantes, soit uninerviées, comme celles des *Cycas*, soit plurinerviées et tantôt attachées par un seul point ou par une base très rétrécie, comme celles des *Zamia*, tantôt fixées au rachis par toute leur largeur, comme celles des *Dioon*. Le type *Stangeria*, à folioles rubanées, à nervure médiane émettant des nervures latérales, n'a pas été rencontré à l'état fossile, à moins qu'il ne faille, comme on l'a quelquefois pensé, lui rapporter certains *Tæniopteris*, classés sans preuve positive parmi les Fougères.

Les principaux genres ainsi établis sur des frondes vont être d'abord passés en revue, en les répartissant en trois groupes d'après les caractères de nervation et de mode d'attache des folioles qui viennent d'être indiqués.

Folioles uninerviées.

Genre *Cycadites* Sternberg. — Ce genre comprend les frondes à folioles linéaires uninerviées, plus ou moins étalées, généralement contiguës, comme le sont celles des *Cycas* (fig. 152).

Il a été signalé dans le Culm (*Cyc. taxodinus* Gœppert), mais d'après des échantillons trop imparfaits pour que sa présence dans la flore paléozoïque puisse être considérée comme établie (1). Il est connu en tout cas avec certitude à partir du Rhétien ou plutôt du Trias supérieur, et il se suit à partir de là, plus ou moins clairsemé, à travers toute la série des formations secondaires. Ses frondes se sont montrées parfois associées, dans les mêmes couches, à des carpophylles (*Cycadospadix*) ressemblant absolument à ceux des *Cycas* vivants : il est donc fort possible que ces frondes soient celles de véritables *Cycas* et que ce genre remonte ainsi presque au début de la période secondaire.

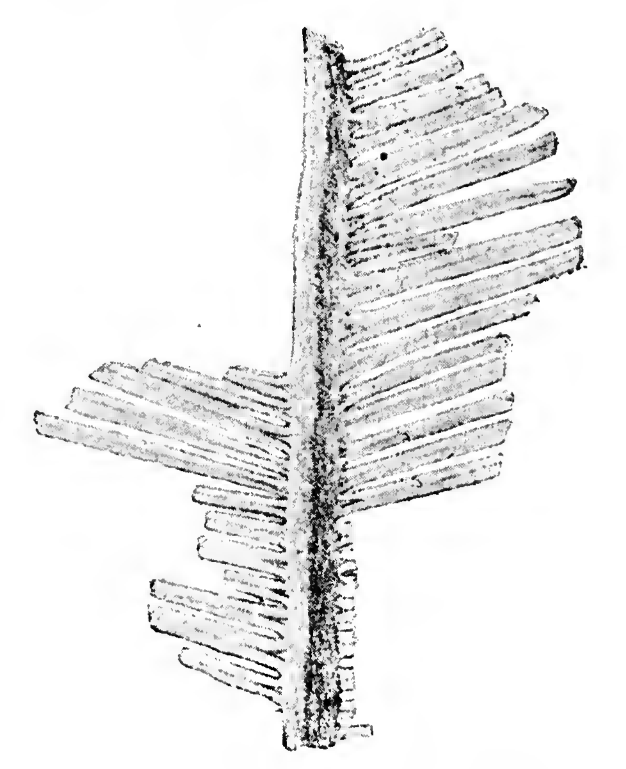


Fig. 152. — *Cycadites rectangularis* Brauns, du Rhétien. Fragment de fronde, grand. nat. (d'après Saporta).

Il ne paraît pas douteux, dans tous les cas, qu'il faille rapporter au genre vivant les frondes et les carpophylles du Crétacé moyen du Groënland décrits par O. Heer (2) sous le nom de *Cycas Steenstrupi* et dont la ressemblance avec le *C. revoluta* actuel ne saurait être méconnue.

(1) Gœppert *f.*

(2) Heer *d.*

Folioles plurinerviées à base rétrécie. — Zamitées.

Les frondes fossiles à folioles plurinerviées, rétrécies a leur base, rappelant plus ou moins celles des *Zamia*, avaient été à l'origine comprises presque toutes dans le genre unique *Zamites* Brongniart, qui a été depuis lors largement subdivisé.

Quelques empreintes de ce type ont pu, d'ailleurs, être rattachées, vu la concordance de tous les caractères, à des genres vivants (1), savoir : deux au genre *Encephalartos*, provenant l'une du Crétacé moyen des Etats-Unis, l'autre de l'Oligocène de l'Eubée; une autre, de l'Infracrétacé des Etats-Unis, au genre *Zamia*, et une quatrième, du Miocène de Styrie, au genre *Ceratozamia* ; enfin il est infiniment probable qu'il faut également classer dans ce dernier genre un fragment de fronde de l'Oligocène d'Italie, décrit par M. Meschinelli (2) comme *Ceratozamites*. Peut-être devrait-on en outre rapporter au genre *Zamia* ou au genre *Macrozamia* l'une des espèces les plus caractéristiques de la flore infracrétacée, classée provisoirement par M. Nathorst (3) sous le nom de *Zamiophyllum*, *Zam. Buchianum* Ettingshausen (sp.), dont les frondes, garnies de longues folioles linéaires-lancéolées, très rapprochées, ressemblent singulièrement à celles de certaines espèces actuelles. Ce sont là, avec les *Cycadites* ou *Cycas* mentionnés tout à l'heure, les seules frondes fossiles de Cycadinées assimilables à des genres encore vivants.

Le genre fossile *Podozamites* F. Braun comprend des frondes de taille médiocre, à folioles lancéolées ou ovales-

(1) Lesquereux *d*; Saporta *f*; L. Ward *c* ; Ettingshausen *e*.

(2) Meschinelli *a*.

(3) Nathorst *k*.

lancéolées, graduellement rétrécies vers le bas, tantôt arrondies, tantôt aiguës au sommet, toujours assez espacées le long du rachis et plus ou moins dressées, articulées à la base et facilement caduques, à nervures presque parallèles, plusieurs fois bifurquées (fig. 153).

Il est représenté par de nombreuses formes spécifiques, échelonnées depuis le Rhétien jusqu'au Crétacé moyen ou même supérieur.

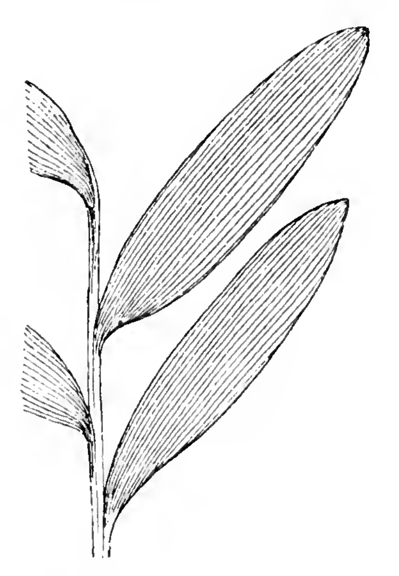


Fig. 153. — *Podozamites distans* Presl (sp.), du Rhétien. Fragment de fronde, réduit aux 2/3 de grand. nat. (d'après Schenk).

Le genre *Zamites* Brongniart est aujourd'hui restreint aux frondes à folioles lancéolées, plus ou moins aiguës au sommet, brusquement contractées à la base et munies d'une callosité à leur point d'insertion, attachées sur la face supérieure du rachis, généralement contiguës ou presque contiguës, assez étalées, munies de nervures dichotomes à peine divergentes (fig. 154).

Il compte un grand nombre d'espèces, réparties à différents niveaux depuis le Trias jusque dans le Crétacé, au delà duquel on ne le retrouve plus, l'indication qui avait été donnée de sa présence dans l'Oligocène de Provence paraissant devoir être attribuée à une erreur de provenance de l'échantillon cité (1).

L'une des espèces du Lias d'Angleterre (*Zamites gigas* Morris) a été trouvée avec des frondes encore attachées en bouquet au sommet d'une courte tige et comprenant au milieu d'elles une inflorescence du genre *Williamsonia* Carruthers, voisin du genre *Bennettites*, laquelle était vraisemblablement en place, quoiqu'on ait longuement discuté sur ce point. Il est donc plus que probable qu'une partie au moins des

(1) SAPORTA *c* (t. II, p. 91-92).

espèces du genre *Zamites*, et sans doute des genres *Glossozamites* et *Otozamites* qui lui sont étroitement alliés, doivent appartenir aux Bennettitées.

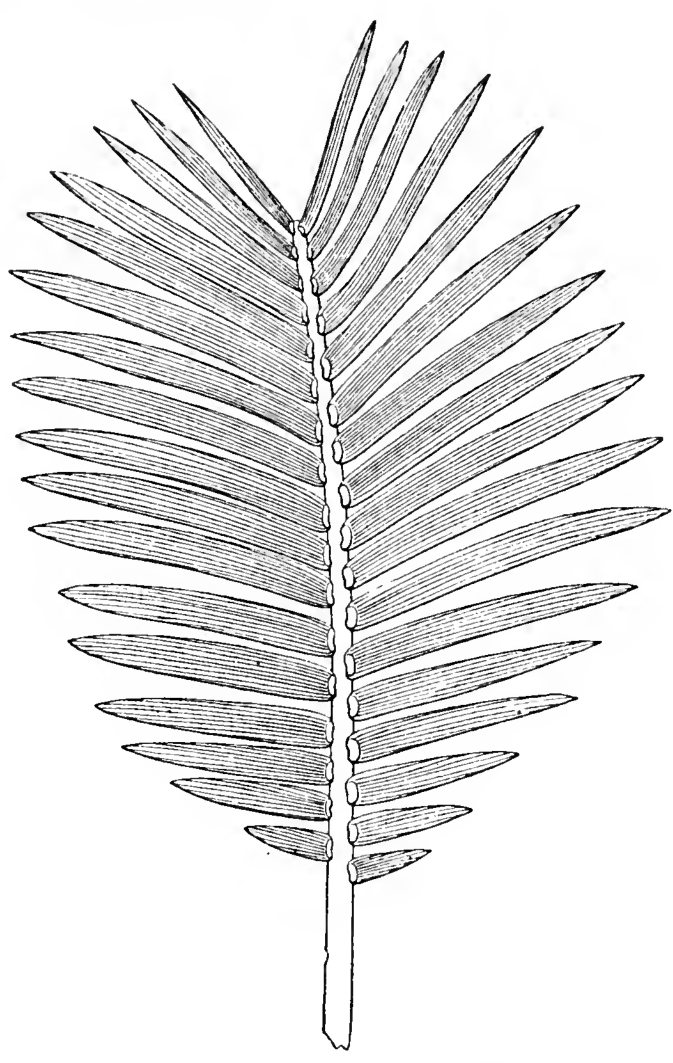


Fig. 154. — *Zamites Feneonis* Brongniart, du Kimméridien. Fronde, réduite à moitié de la grand. nat.

Genre *Glossozamites* Schimper. — Ce genre a été établi pour un groupe de *Zamites* caractérisés par leurs folioles linguiformes, à bords parallèles, à sommet arrondi, à nervures légèrement divergentes vers le haut (fig. 155), qui paraissent cantonnés dans l'Infracrétacé.

Genre *Dictyozamites* Oldham. — On a classé sous ce nom parmi les Cycadinées, à raison de leur extrême ressemblance avec celles des deux genres précédents, des frondes qui ne diffèrent de celles des *Zamites* et surtout des *Glossozamites* que par leur nervation aréolée, leurs nervures s'anastomosant en réseau à mailles allongées, et par l'absence d'épaississement calleux à leur base (fig. 156).

Ce type générique, observé d'abord dans le Jurassique inférieur de l'Inde, a été retrouvé plus récemment (1) dans le Jurassique du Japon ainsi que dans le Lias inférieur de l'île de Bornholm.

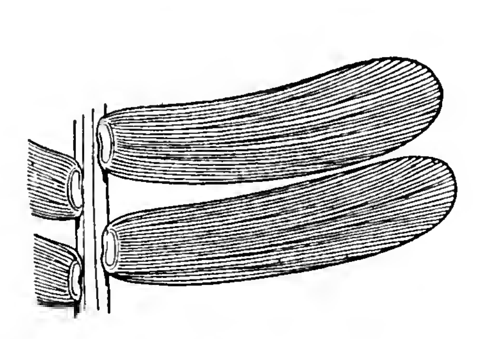


Fig. 155. — *Glossozamites Zitteli* Schenk (sp.), de l'Urgonien des Carpathes. Fragment de fronde, réduit aux 3/5 de grand. nat. (d'après Schenk).

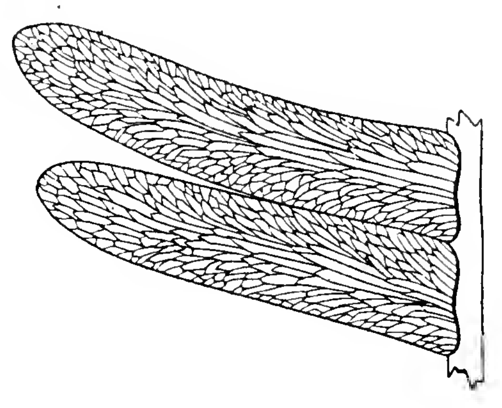


Fig. 156. — *Dictyozamites indicus* Feistmantel, du Jurassique de l'Inde. Folioles, grossies deux fois (d'après Feistmantel).

Genre *Otozamites* F. Braun. — Ce genre comprend les *Zamites* à folioles munies à leur base, du côté antérieur, d'une oreillette arrondie plus ou moins développée, étalée sur le rachis et couvrant souvent la base des folioles voisines. Ces folioles, munies d'une callosité à leur point d'insertion, sont, d'ailleurs, de forme assez variable, tantôt courtes, à contour ovale, tantôt allongées, plus ou moins effilées vers le sommet et parfois très aiguës, à nervures divergentes, du moins dans la région basilaire auriculée (fig. 157).

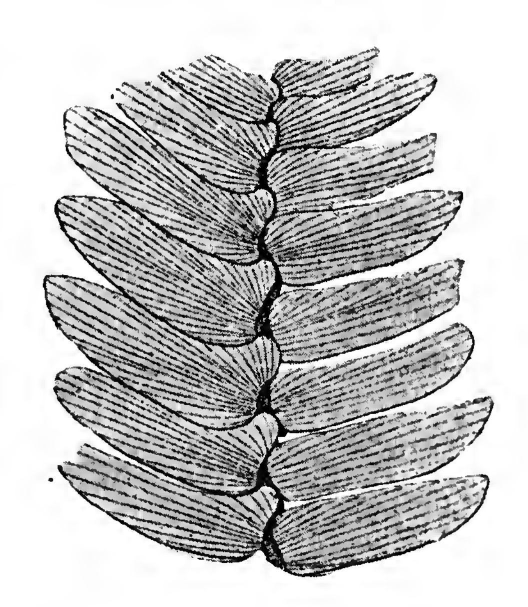


Fig. 157. — *Otozamites Terquemi* Saporta, de l'Infralias. Fragment de fronde, grand. nat. (d'après Saporta).

Les *Otozamites*, déjà représentés dans le Trias supérieur, se montrent très abondants et variés dans le Jurassique, mais ils ne paraissent pas s'élever au-dessus du Wealdien, où le genre semble avoir atteint

(1) Yokoyama *a*; Nathorst *h*.

son apogée, du moins au point de vue du développement des frondes (1).

Genre *Ptilophyllum* Morris. — Le genre *Ptilophyllum* diffère du précédent par ses folioles décurrentes vers le bas, se recouvrant mutuellement à leur base, à oreillette antérieure faiblement accentuée, obtusément aiguës au sommet et souvent plus ou moins arquées en faux (fig. 158).

Il n'a été signalé, jusqu'à présent du moins, que dans le Jurassique de l'Inde.

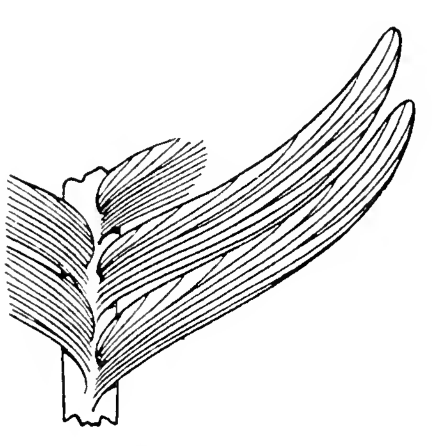


Fig. 158. — *Ptilophyllum acutifolium* Morris, du Jurassique de l'Inde. Folioles, grossies deux fois (d'après Feistmantel).

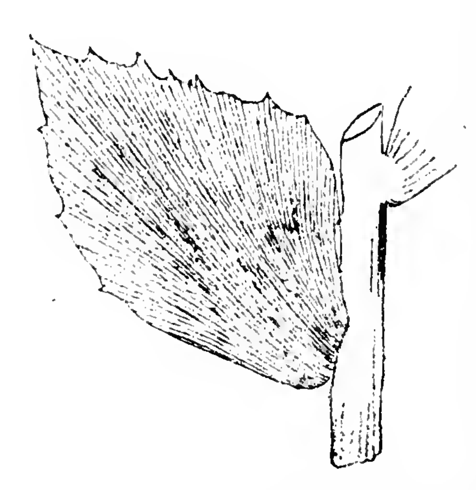


Fig. 159. — *Sphenozamites Rossii* Zigno, du Jurassique. Foliole, de grand. nat. (d'après Zigno).

Genre *Sphenozamites* Brongniart. — On comprend sous ce nom générique les frondes à folioles rétrécies en coin à leur base, à contour souvent rhomboïdal ou trapézoïdal, à bord généralement denticulé, à nervures dichotomes divergentes (fig. 159).

Ce type de frondes, qui comprend des formes très analogues à certains *Zamia*, se montre à différents niveaux, sans être commun nulle part, depuis le Permien inférieur jusqu'au sommet du Jurassique.

Genre *Sewardia* Zeiller (*Withamia* Seward, *non* Unger). — M. Seward a séparé (2) avec raison du genre *Sphenozamites*,

(1) Seward *c*.
(2) Seward *c* ; Zeiller *u*.

auquel il avait été d'abord rapporté, un remarquable type de frondes à folioles orbiculaires, à nervation rayonnante, à rachis muni au-dessous de chaque foliole d'une forte épine recourbée vers le bas (fig. 160).

Le genre *Sewardia* n'a été trouvé jusqu'ici que dans le Jurassique supérieur et dans le Wealdien.

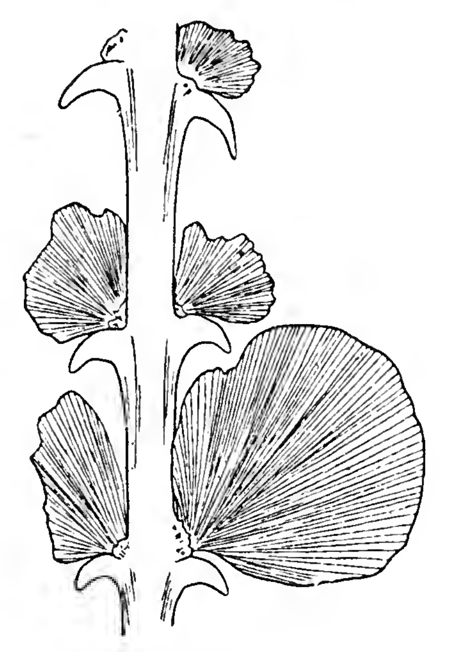


Fig. 160. — *Sewardia latifolia* Saporta (sp.), du Jurassique supérieur et du Wealdien. Fragment de fronde, réduit aux 2/5 de grand. nat. (d'après Seward).

Genre *Plagiozamites* Zeiller. — Le genre *Plagiozamites* diffère des *Zamites* proprement dits (1) par le mode d'insertion des folioles, qui, au lieu de s'attacher à plat sur la face supérieure du rachis, sont presque amplexicaules à leur base, contournant le rachis d'avant en arrière et de bas en haut (fig. 161); en outre leur bord est finement frangé et elles sont dépourvues de callosité à leur base.

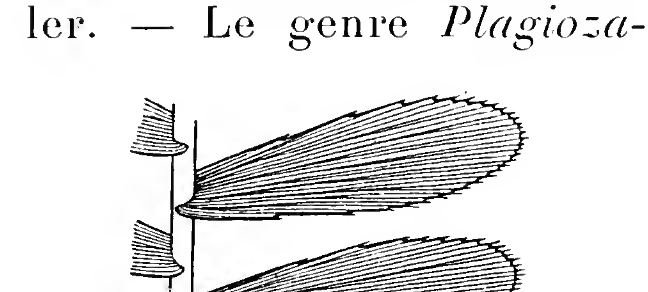


Fig. 161. — *Plagiozamites Planchardi* Renault (sp.). Fragment de fronde, de grand. nat.

Les *Plagiozamites* se rapprochent par ces caractères du genre *Nœggerathia*, tout en offrant avec les *Zamites* une ressemblance générale trop marquée pour qu'on puisse douter de leurs affinités réciproques. Ils appartiennent à la flore stéphanienne supérieure et permienne.

Genre *Nœggerathia* Sternberg. — Le genre *Nœggerathia* est caractérisé par des folioles ovales-cunéiformes, à base insé-

(1) Zeiller *n*.

rée obliquement sur le rachis, à bord entier ou frangé, à nervures rayonnantes très serrées (fig. 162).

Quelques échantillons en ont été recueillis, présentant des frondes modifiées, d'apparence spiciforme, dont les folioles, à limbe quelque peu réduit, portent sur une de leurs faces, qui paraît être la face supérieure, un certain nombre de petits corps ovoïdes charbonneux brièvement pédicellés (fig. 163), qui ont été diversement interprétés. Stur les a considérés comme des sporanges, d'après une observation de K. Feistmantel (1), qui a reconnu à leur intérieur la présence de spores, ou du moins de corpuscules ellipsoïdaux ; il a en conséquence classé les *Nœggerathia* parmi les Fougères et les a rangés dans les Ophioglossées, à côté des *Rhacopteris*. Weiss, au contraire, voyait (2) dans ces petits corps, des graines fixées à la face supérieure d'une écaille, et il a regardé, d'accord, d'ailleurs, avec un grand nombre de paléobotanistes, les *Nœggerathia* comme des Gymnospermes. On s'est demandé également si ces corps charbonneux ne représenteraient pas des sacs polliniques, le fait qu'ils seraient fixés à la face supérieure du limbe, et non à la face inférieure comme chez les Cycadinées et les

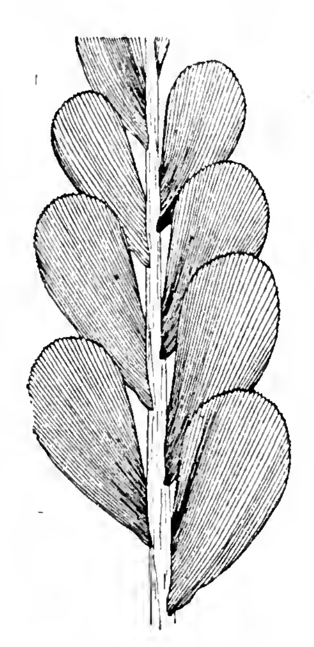


Fig. 162. — *Nœggerathia foliosa* Sternberg, du Houiller de Bohême. Fragment de fronde, réduit aux 3/5 de grand. nat.

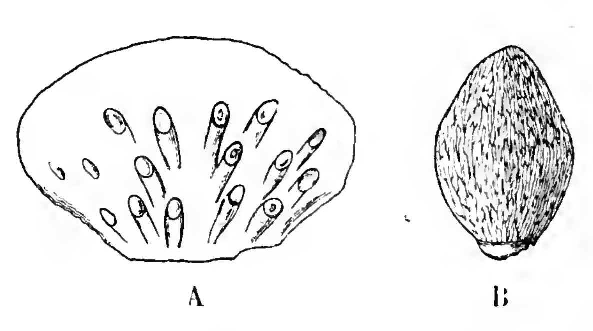


Fig. 163. — *Nœggerathia foliosa* Sternberg. A, foliole fertile, grossie une fois et demie ; B, sporange ou sac pollinique (ou graine ?), grossi 4 fois (d'après Weiss).

(1) Stur *c* ; K. Feistmantel *a*.

(2) Weiss *c*.

Conifères, ne paraissant pas plus anormal pour des sacs polliniques de Gymnospermes que pour des sporanges de Fougères.

En l'absence de données plus précises, la position systématique des *Nœggerathia* est évidemment impossible à fixer d'une façon définitive ; il semble cependant plus naturel, à raison de leurs analogies bien marquées tant avec les *Sphenozamites* qu'avec les *Plagiozamites*, de les ranger, au moins à titre provisoire, parmi les Cycadinées.

Le genre *Nœggerathia*, auquel on a souvent rapporté à tort des formes appartenant en réalité à de tout autres genres, notamment des feuilles de Cordaïtées, ainsi que des frondes de *Plagiozamites*, n'a été, en réalité, observé jusqu'à présent que dans le Westphalien supérieur de la Bohême.

Folioles plurinerviées à base non rétrécie. — Ptérophyllées.

Le type de ce groupe, à folioles attachées au rachis par toute leur largeur, est le genre *Pterophyllum* Brongniart,

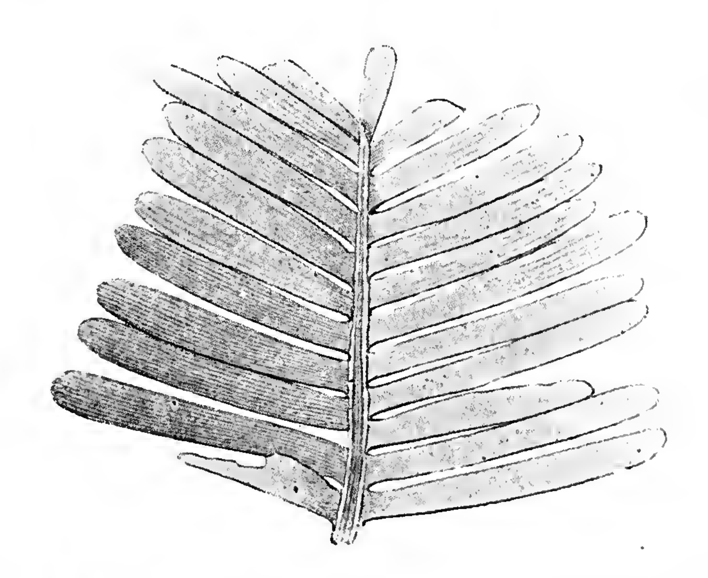


Fig. 164. — *Pterophyllum Jægeri* Brongniart, du Trias supérieur. Fragment de fronde, réduit aux 2/3 de grand. nat. (d'après Heer).

restreint aujourd'hui, par suite des démembrements qu'il a subis, aux frondes à folioles beaucoup plus longues que larges, à bords parallèles, plus ou moins étalées, parfois arquées en avant, à base souvent un peu élargie, à sommet

tantôt tronqué, tantôt arrondi, tantôt aigu, à nervures parallèles se divisant par dichotomie (fig. 164). La dimension des frondes est, d'ailleurs, très variable d'une espèce à l'autre, de même que la largeur des folioles, qui peut atteindre deux centimètres et plus, comme elle peut, d'autre part, s'abaisser à quelques millimètres.

Le genre *Pterophyllum* apparaît dans les couches les plus élevées du Stéphanien et se montre abondant surtout dans le Trias supérieur, où il est représenté, entre autres espèces, par le *Pter. Jægeri* Brongniart, ainsi que dans le Rhétien et le Lias ; il devient plus rare dans l'Oolithe et ne semble pas avoir dépassé le Crétacé moyen.

Genre *Dioonites* Miquel. — Ce genre diffère du précédent par la forme triangulaire allongée des folioles, dont les bords commencent dès la base à converger vers le sommet, et qui se terminent en pointe aiguë ou obtusément aiguë, reproduisant ainsi l'aspect de celles du genre vivant *Dioon*.

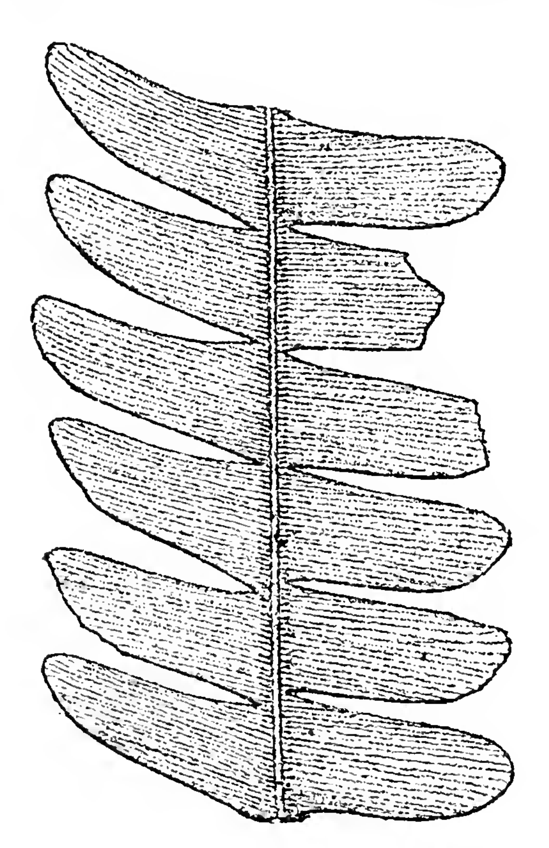


Fig. 165. — *Pterozamites Münsteri* Presl (sp.), du Rhétien. Fragment de fronde, grand. nat.

Les premiers *Dioonites* connus appartiennent au Rhétien, et le type se suit à partir de là jusqu'au milieu du Crétacé.

Genre *Pterozamites* Schimper. — Le genre *Pterozamites* comprend les frondes à folioles à peine plus longues que larges, très étalées, tronquées obliquement à l'extrémité, et affectant par suite un contour plus ou moins trapézoïdal à angles arrondis ; les nervures, normales ou presque normales au rachis, se divisent une ou deux fois par dichotomie (fig. 165).

Ce genre se montre dans le Rhétien, où il est représenté par plusieurs formes spécifiques, principalement par le *Pteroz. Münsteri* Presl (sp.), et il ne semble pas dépasser l'Oolithe inférieure.

Genre *Anomozamites* Schimper. — Le genre *Anomozamites* est caractérisé par des folioles rectangulaires, assez courtes relativement à leur largeur, tronquées à leur sommet parallèlement au rachis, quelquefois un peu élargies et séparées à la base, le plus souvent exactement contiguës et se soudant parfois les unes aux autres sur une partie de la fronde en une lame plus ou moins étendue, parcourues par des nervures parallèles dichotomes (fig. 166).

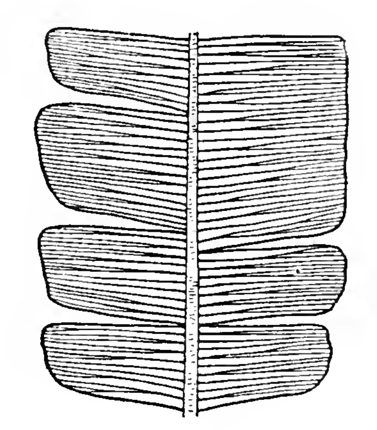


Fig. 166. — *Anomozamites inconstans* Gœppert (sp.), du Rhétien. Fragment de fronde, réduit aux 3/4 de grand. nat.

L'aspect de ces frondes peut varier dans d'assez larges limites, tantôt munies sur presque toute leur longueur de folioles égales, indépendantes, tantôt entières à la base et au sommet, et divisées dans leur région moyenne en segments plus ou moins inégaux ; il peut être assez difficile, dans ce dernier cas, de savoir si l'on a affaire à une fronde de Cycadinée du genre *Anomozamites*, ou à un *Tæniopteris*, c'est-à-dire à une Fougère à fronde entière accidentellement lacérée.

Un échantillon d'*Anom. minor* Brongniart (sp.) du Rhétien de Scanie a montré à M. Nathorst (1) des tiges plusieurs fois bifurquées, avec des feuilles encore en place, groupées en bouquet à chaque bifurcation et entourant une fructification du type *Williamsonia* (fig. 167). Le genre *Anomozamites* appartient donc, à n'en pas douter, aux Bennettitées.

(1) Nathorst *g*.

Il apparaît dans le Rhétien et se suit à partir de là jusque dans l'Infracrétacé, qu'il ne paraît pas dépasser.

Genre *Nilssonia* Brongniart. — Dans le genre *Nilssonia*, les folioles, soudées les unes aux autres, forment une

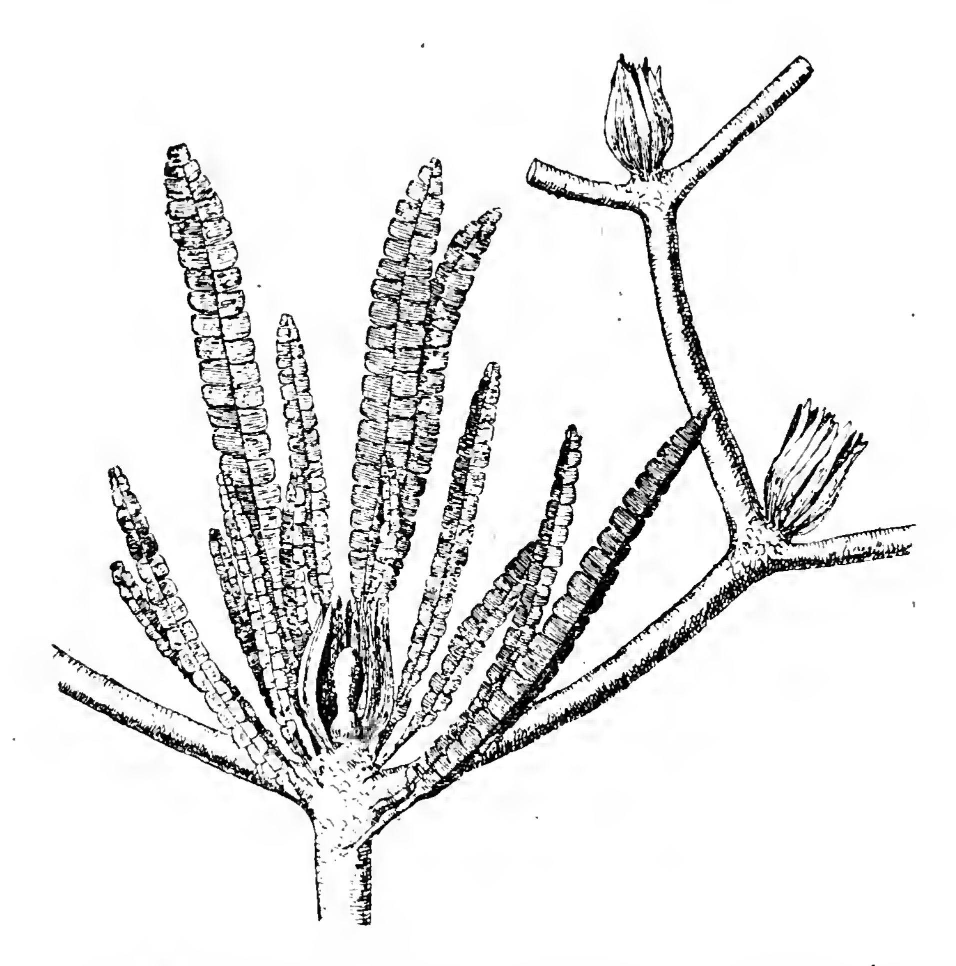


Fig. 167. — *Anomozamites minor* Brongniart (sp.), du Rhétien. Échantillon fructifié, partiellement restauré, réduit à 1/3 de grand. nat. (d'après Nathorst).

fronde simple à bord entier ou plus ou moins incisé, à limbe parfois irrégulièrement lacéré par des fentes normales au rachis, à nervures toujours simples (fig. 168).

L'attribution de ce genre aux Cycadinées ne laisse pas de prêter à quelques doutes, Schenk et d'autres paléobotanistes l'ayant classé parmi les Fougères, à raison de la présence sur certains échantillons de protubérances ponctiformes alignées entre les nervures, qui leur ont paru être des sores, mais dans lesquels on n'a pu distinguer de sporanges, et qui peuvent n'être que des Champignons. La consistance coriace du limbe, la ressemblance de ces frondes de *Nilssonia* avec certaines frondes anomales de *Cycas* à folioles soudées

latéralement les unes aux autres (1), donnent à penser que la place des *Nilssonia* est plutôt parmi les Cycadinées, à côté des *Anomozamites*, que parmi les Fougères.

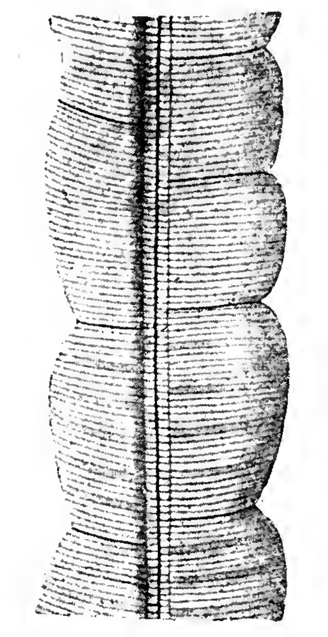


Fig. 168. — *Nilssonia polymorpha* Schenk, du Rhétien. Fragment de fronde, réduit aux 3/4 de grand. nat. (d'après Nathorst).

Le genre *Nilssonia* se montre dans le Rhétien, où il est assez abondant, représenté par le *Nils. polymorpha* Schenk ; il se retrouve ensuite, assez clairsemé, à divers niveaux du Jurassique, et jusqu'au commencement de l'Infracrétacé, où il paraît avoir ses derniers représentants.

TIGES DE CYCADINÉES

Des tiges de diamètre variable, à surface divisée en compartiments rhomboïdaux contigus, tantôt saillants, tantôt en creux, représentant des bases de pétioles, et reproduisant exactement l'aspect des tiges des Cycadinées vivantes, ont été rencontrées à différents niveaux des formations secondaires, offrant en général des dimensions sensiblement inférieures à celles des Cycadinées vivantes, et en rapport avec la taille relativement réduite des frondes trouvées dans les mêmes terrains. Elles ont donné lieu à l'établissement de plusieurs genres, dans le détail desquels il est inutile d'entrer, fondés d'une part sur la taille et la forme des échantillons, tantôt cylindriques, plus ou moins grêles, tantôt bulbiformes, d'autre part sur la forme des restes de pétioles, tantôt très élargis à leur base, et se prolongeant vers le haut en se rétrécissant rapidement, tantôt tronqués à faible distance de leur base et non rétrécis (2).

Divers échantillons à structure conservée ont offert les

(1) SEWARD *c.*

(2) SAPORTA *c.*

caractères anatomiques des troncs de Cycadinées, notamment une moelle centrale très développée, un anneau ligneux peu épais, et, dans ce qui reste des pétioles, des faisceaux foliaires comprenant des éléments à développement centripète, accolés au bord interne d'un groupe d'éléments centrifuges, ces mêmes faisceaux ne présentant d'ailleurs, dans la tige elle-même et jusqu'à la base des pétioles, que des éléments centrifuges.

On a trouvé aussi parfois des moules cylindriques à surface munie de saillies rhomboïdales plus ou moins régu-

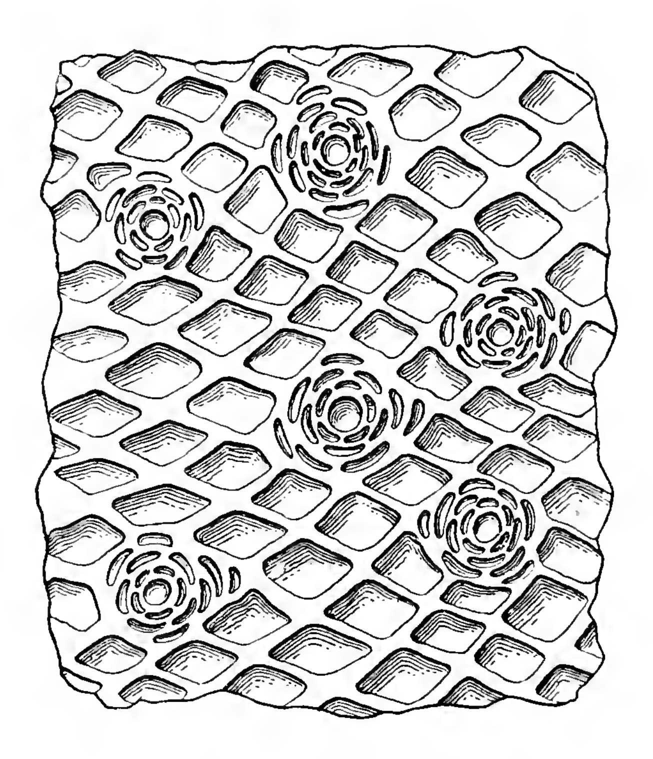


Fig. 169. — *Cycadeoidea marylandica* Fontaine (sp.), de l'Infracrétacé des États-Unis. Fragment de tronc, réduit à 1/3 de grand. nat. (d'après Fontaine).

lières, correspondant au moulage de l'étui médullaire, rempli par les sédiments avant la décomposition de l'anneau ligneux et cortical.

Un bon nombre de ces troncs ont présenté à leur surface des sortes de rosettes formées d'une cicatrice arrondie, entourée de petites cicatrices rhomboïdales régulièrement disposées, venant s'intercaler entre les bases des pétioles, et dénotant l'existence de rameaux insérés latéralement, ou peut-être nés au sommet de la tige et reportés sur ses flancs par le fait de son développement ultérieur (fig. 169).

Quelques-uns de ces rameaux ont été trouvés encore en place, enfermés entre les bases accrescentes des pétioles, et ont été reconnus pour des rameaux florifères, garnis latéralement de bractées stériles et portant à leur sommet une inflorescence du type *Bennettites*, dont certains échantillons à structure conservée ont permis d'étudier en détail la constitution. Ces troncs, pour lesquels on réserve aujourd'hui le nom générique de *Cycadeoidea* Buckland, primitivement appliqué à tous les troncs fossiles de Cycadinées, appartiennent ainsi à l'ordre des Bennettitées et ont offert, avec une structure générale conforme à celle des troncs des Cycadinées vivantes, quelques particularités qui les distinguent de ceux-ci (1) : les bases de leurs pétioles sont toujours chargées d'un épais feutrage de poils lamelleux, souvent très développés et formés de plusieurs assises de cellules, rappelant les écailles des pétioles de Fougères ; chaque pétiole ne reçoit de la tige qu'un seul faisceau, à course verticale, et non, comme chez les Cycadinées actuelles, deux faisceaux à course dirigée presque horizontalement et contournant en sens inverses une moitié du pourtour de la tige ; ces faisceaux, en pénétrant dans le pétiole après s'être divisés en plusieurs branches, y acquièrent, d'ailleurs, la structure caractéristique des faisceaux foliaires des Cycadinées. Enfin la tige présente, naturellement, à son intérieur, de nombreuses ramifications de l'appareil libéroligneux, correspondant aux rameaux florifères qui ont laissé leur trace à sa surface.

Ces tiges de *Cycadeoidea* se sont montrées particulièrement abondantes dans les couches les plus élevées du Jurassique et dans l'Infracrétacé, notamment en Angleterre et aux Etats-Unis.

---

(1) Renault *j* ; Solms *b*, *h* ; Seward *f*.

APPAREILS REPRODUCTEURS

On a trouvé à quelques reprises dans les formations secondaires des inflorescences mâles en forme de strobiles, qu'on a désignées sous le nom générique d'*Androstrobus* Schimper, formées d'un axe portant de nombreuses bractées disposées en hélice et munies sur leur face dorsale de sacs polliniques étroitement serrés les uns contre les autres ; ce sont là, manifestement, des inflorescences de Cycadinées, mais on ignore à quelles frondes elles peuvent correspondre.

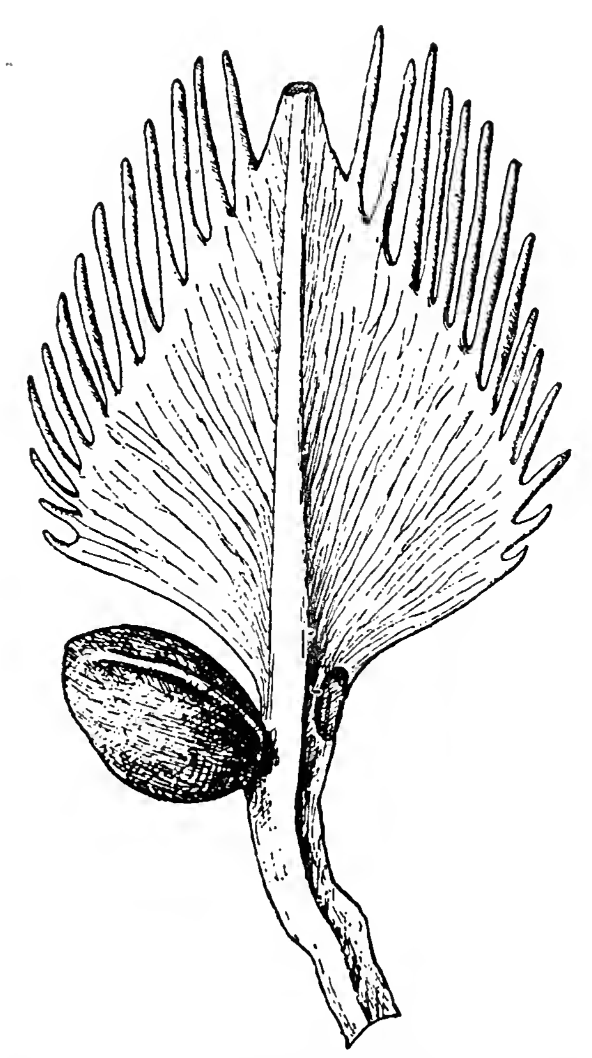


Fig. 170. — *Cycadospadix Hennoquei* Saporta, de l'Infralias. Carpophylle avec graine en place, grand. nat. (d'après Saporta et Marion).

On a rencontré également des inflorescences femelles assimilables, les unes à celles des *Cycas*, les autres à celles des Zamiées.

Les premières, classées sous le nom de *Cycadospadix* Schimper, sont formées d'un axe nu dilaté à son sommet en un limbe frangé et portant latéralement des cicatrices correspondant aux insertions des graines, et sont par conséquent de tout point semblables aux carpophylles des *Cycas* actuels ; un de ces échantillons a même montré une graine encore en place (fig. 170). La présence de ces *Cycadospadix* à divers niveaux du Jurassique, et dans des couches renfermant des empreintes de *Cycadites*, donne lieu de penser, ainsi qu'il a déjà été dit, que ceux-ci peuvent être les frondes de véritables *Cycas*.

Les autres, désignées sous divers noms, et réunies souvent sous le terme générique de *Zamiostrobus* Endlicher, comprennent, d'une part, des cônes globuleux ou ovoïdes, offrant extérieurement une grande ressemblance avec des cônes de Zamiées de petite taille, d'autre part, des inflorescences plus lâches, composées de bractées disposées en hélice autour d'un axe commun et dont chacune porte deux graines, exceptionnellement trois, tournées du côté de l'axe : tantôt, comme dans certaines inflorescences du Rhétien de Scanie, la bractée se réduit à un pédicelle bifurqué à son sommet (fig. 171) ; tantôt, comme dans d'autres échantillons, du Jurassique d'Angleterre, la bractée est formée d'un écusson pédicellé, sur les bords internes duquel sont attachées les graines, offrant ainsi une disposition tout à fait conforme à celle des Zamiées vivantes. De semblables cônes ou inflorescences ont été rencontrés à divers niveaux des formations secondaires, et jusque dans l'Oligocène, attestant qu'une partie des frondes de Cycadinées recueillies dans les mêmes terrains doivent appartenir à des Zamiées, mais sans qu'on puisse savoir à quels types génériques de frondes ils correspondent.

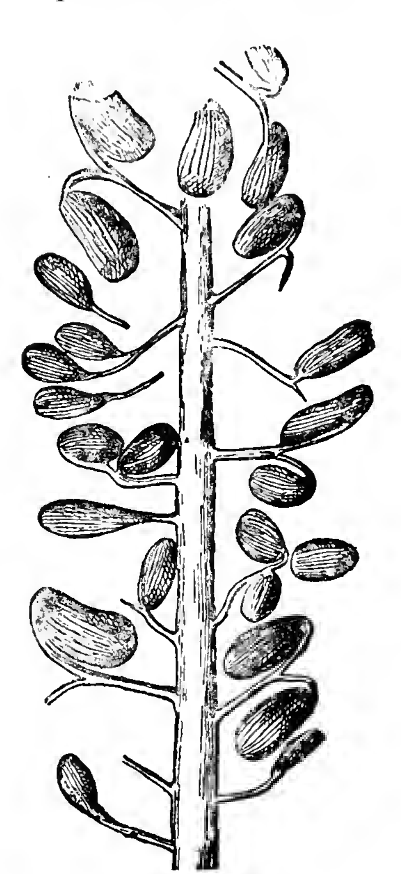


Fig. 171. — *Zamiostrobus stenorhachis* Nathorst, du Rhétien de Suède. Inflorescence femelle, grand. nat. (d'après Saporta et Marion).

Quant aux inflorescences trouvées encore en place sur certaines tiges de *Cycadeoidea* et sur lesquelles a été établi le genre *Bennettites* Carruthers (1), elles se composent d'un axe muni de bractées linéaires-lancéolées plurinerviées, dont les plus élevées enveloppent une fructification de

(1) Carruthers *a ;* Solms *b, h ;* Lignier *a.*

forme ovoïde ou ellipsoïdale offrant une constitution aussi différente de celles des Zamiées que de celles des Cycadées : l'axe florifère se termine par un réceptacle bombé, sur lequel s'insèrent de nombreux organes, qu'il faut, suivant toute vraisemblance, regarder comme des organes foliaires

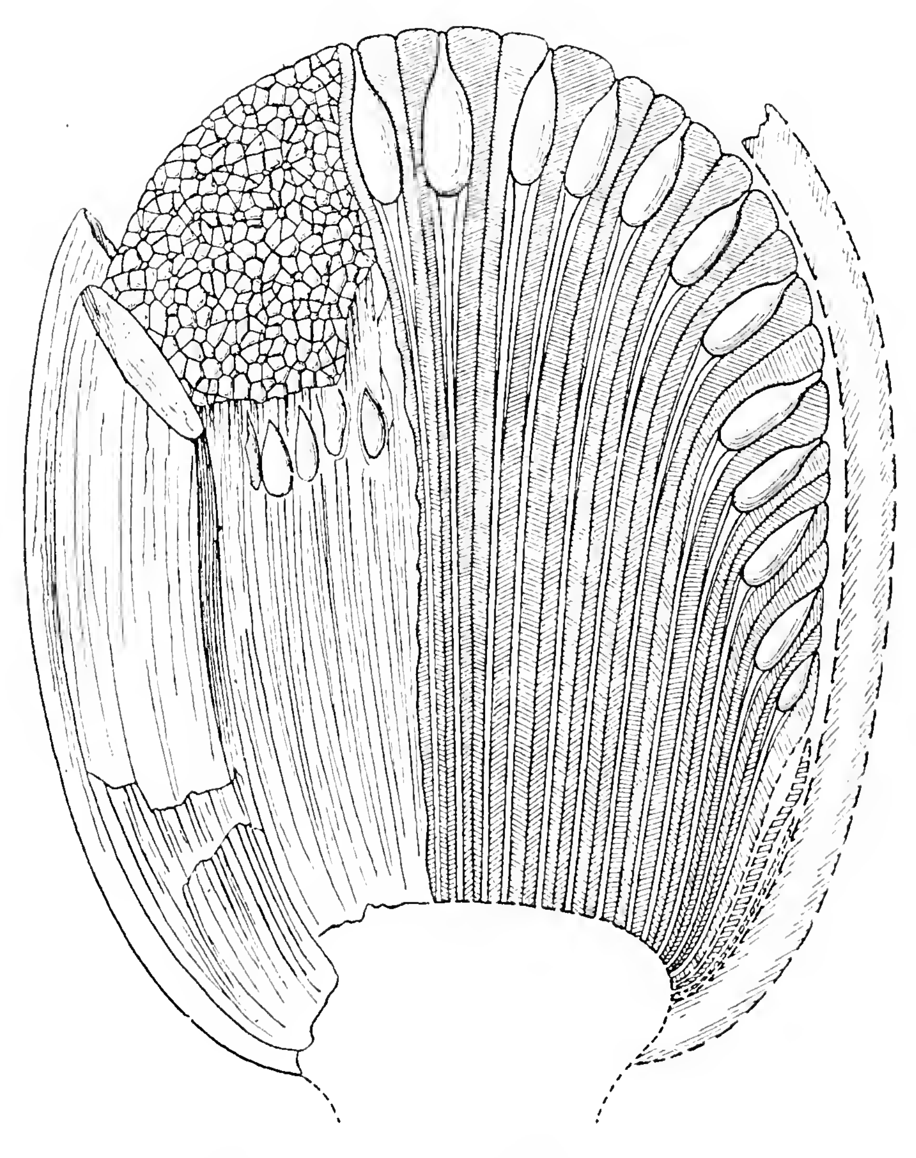


Fig. 172. — *Bennettites Morierei* Saporta et Marion (sp.), de l'Oxfordien. Appareil fructificateur, vu, partie extérieurement, partie en coupe longitudinale, grossi environ une fois et demie (d'après Saporta et Lignier).

transformés : les uns, les plus nombreux, désignés par M. Lignier sous le nom d'écailles interséminales, sont stériles, formés d'un pédoncule cylindrique renflé en massue à son sommet ; les autres sont fertiles, formés d'un pédoncule portant une graine à son extrémité ; ceux-ci sont un peu moins longs que les premiers, de sorte que chaque graine se trouve enfermée entre cinq ou six écailles stériles, se prolongeant toutefois en un bec plus ou moins prononcé, et

traversé par le micropyle, jusqu'à l'orifice du tube demeuré libre entre ces écailles (fig. 172). L'ovule est orthotrope, et l'embryon, normalement orienté, est pourvu de deux cotylédons. La surface de l'inflorescence, dépouillée des bractées qui l'entourent, se montre divisée en petites aréoles polygonales, correspondant au sommet, renflé en massue et formé de tissu sclérifié, des écailles interséminales ; entre ces aréoles, de petites dépressions ponctiformes marquent la place occupée par les graines.

A raison de cette constitution particulière, ainsi que des caractères anatomiques constatés dans les tiges, spécialement en ce qui regarde la marche des faisceaux foliaires, quelques paléobotanistes ont séparé les Bennettitées des Cycadinées et les ont considérées comme formant un groupe de même valeur que celles-ci, qu'ils présument être descendu parallèlement à elles d'une souche ancestrale commune. On ne saurait toutefois méconnaître le nombre et l'importance des caractères communs reconnus tant dans la structure générale des tiges et dans la constitution des faisceaux foliaires, que dans le port et l'aspect extérieur, les tiges et les feuilles, quel que soit le type générique auquel celles-ci appartiennent, offrant les plus grandes analogies avec celles des Cycadinées actuelles ; aussi semble-t-il plus naturel de regarder les Bennettitées comme constituant simplement un ordre particulier de la classe des Cycadinées, à côté de ceux des Cycadées et des Zamiées, ces deux ordres offrant déjà, dans la constitution de leurs inflorescences femelles, des différences aussi profondes que celles qui peuvent les séparer des Bennettitées.

A côté du genre *Bennettites*, bien connu maintenant par l'étude anatomique qui a pu en être faite, il paraît exister un autre type générique d'inflorescences femelles, représenté seulement jusqu'ici par des moules ou des empreintes, et désigné sous le nom de *Williamsonia* Carruthers : ces inflo-

rescences (1) sont portées, comme celles des *Bennettites*, par un axe muni de bractées à limbe linéaire ou linéaire-lancéolé, mais le réceptacle terminal, au lieu d'être légèrement bombé, affecte la forme d'un cône assez allongé, sur la surface duquel seraient insérés des pédoncules séminifères et des écailles interséminales, peut-être de longueur uniforme, mais disposés les uns par rapport aux autres comme chez les *Bennettites*, à en juger par les empreintes, divisées en aréoles polygonales, qui paraissent correspondre à la surface externe de quelques-unes de ces inflorescences de *Williamsonia*. En outre, au sommet de cette protubérance conique serait attaché, du moins chez le *Will. gigas* Carruthers, un appendice foliacé en forme d'entonnoir, à contour supérieur lobé, constitué par des bractées stériles soudées latéralement les unes aux autres.

Des inflorescences de ce type générique ont été trouvées, notamment, associées aux frondes du *Zamites gigas* Morris, du Lias inférieur d'Angleterre, et même, semble-t-il, encore en place au sommet d'une tige couronnée par un bouquet de ces frondes ; d'autres (*Will. angustifolia* Nathorst) ont été observées par M. Nathorst au milieu des bouquets de frondes de l'*Anomozamites minor* Brongniart; malheureusement la structure des unes ni des autres n'a pu être clairement élucidée.

Le genre *Williamsonia*, plus fréquent que le genre *Bennettites*, a été rencontré à différents niveaux des formations secondaires, depuis le Rhétien, sinon même depuis le Trias supérieur, jusque dans le Crétacé.

SALISBURIÉES

Réduites aujourd'hui à un seul genre, avec une espèce unique, qui semble même ne plus exister à l'état sauvage et

(1) Saporta *c*.

n'avoir été maintenue que par la culture, les Salisburiées ont été relativement abondantes aux époques antérieures à la nôtre, principalement à l'époque jurassique, et elles semblent s'être toujours distinguées par un ensemble de caractères des plus tranchés aussi bien des Taxinées, auxquelles on les a le plus souvent rattachées, que des autres familles de la classe des Conifères. La découverte de M. Hirasé, relative à la formation d'anthérozoïdes dans le tube pollinique du *Ginkgo biloba* et au rôle que joue ce tube pollinique, établit, d'ailleurs, entre elles et les Conifères une différence profonde et tendrait à les rapprocher plutôt, au point de vue des phénomènes intimes de la fécondation, de la classe des Cycadinées, dont elles sont cependant bien dissemblables à tous les autres points de vue. Aussi me paraissent-elles devoir être considérées comme constituant, parmi les Gymnospermes, une classe particulière, de valeur systématique égale à celle des Cordaïtées, des Cycadinées, des Conifères ou des Gnétacées.

Les Salisburiées comprennent à l'état fossile d'assez nombreuses espèces du genre *Ginkgo*, et de plus une série d'autres genres plus ou moins étroitement alliés à celui-ci, qu'il n'est pas sans intérêt de passer en revue et qui se distinguent surtout par le mode de découpure de leurs feuilles, dont le limbe se montre chez quelques-uns partagé jusqu'à la base en lobes tout à fait indépendants, chez d'autres réduits à d'étroites lanières bordant les divisions successives des nervures.

Le genre *Ginkgo* paraît représenté déjà dans le Permien par des feuilles, bien caractérisées par leur forme et par leur nervation, les unes à bord entier, les autres bifurquées ou échancrées, trouvées soit aux environs d'Autun, soit en Russie (1), et dont il est difficile de dire si elles appartien-

(1) Renault *k*; Saporta et Marion *d*.

nent à des espèces distinctes ou si elles correspondent seulement à des formes différentes d'une même espèce. On a trouvé surtout de nombreuses feuilles de ce type dans le Jurassique, particulièrement en Sibérie ou au Spitzberg, les unes à peine différentes de certaines formes de l'espèce actuelle, d'autres plurilobées (fig. 173), d'autres

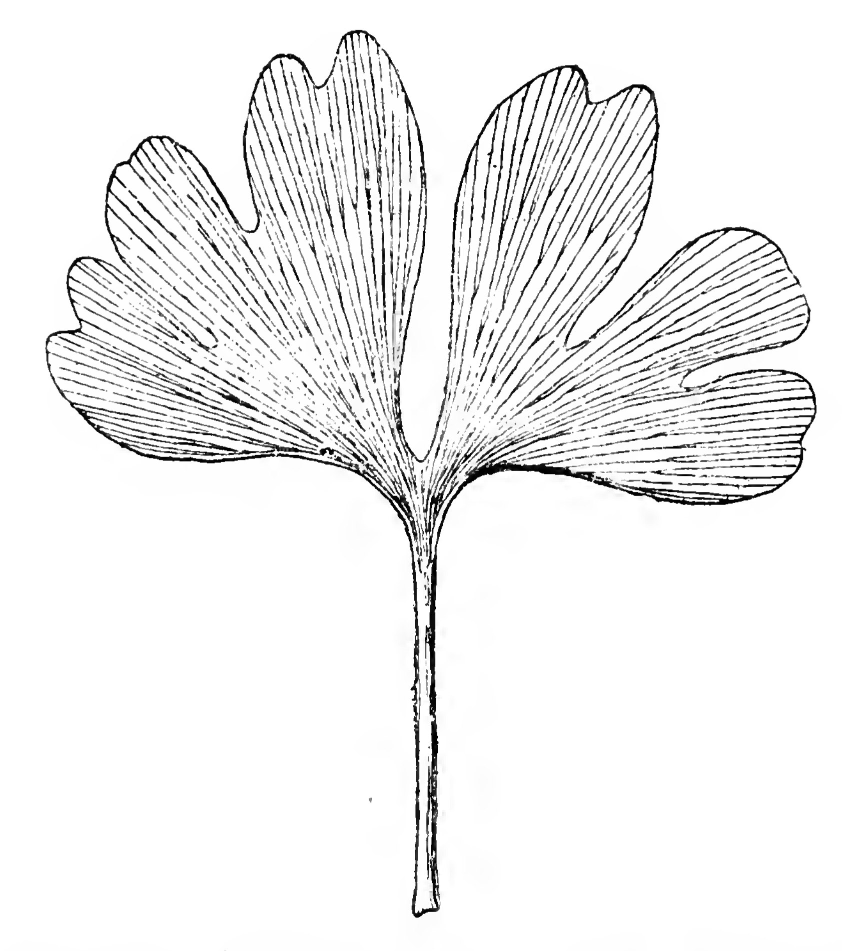


Fig. 173. — *Ginkgo Huttoni* Sternberg (sp.), du Jurassique d'Angleterre. Feuille, de grand. nat. (d'après Saporta et Marion).

encore profondément palmatipartites, à lobes nombreux étalés en éventail; à ces feuilles sont associées des inflorescences, tant mâles que femelles, parfaitement conformes à celles du *Ginkgo* vivant (fig. 174). Le genre se suit ainsi à travers le Crétacé, et jusque dans le Tertiaire, où l'on a recueilli sur différents points, au Groënland, en Angleterre, en Italie, des feuilles (*G. adiantoides* Unger [sp.]) à peu près impossibles à distinguer de celles du *G. biloba* actuel, indiquant la présence, sur une aire des plus étendues, d'une espèce qui n'est autre, probablement, que celle dont nous observons aujourd'hui les derniers représentants.

On doit sans doute réunir au genre *Ginkgo* le genre *Saportæa* Fontaine et White, qui n'en diffère que par la divergence plus accentuée des deux lobes principaux de la feuille, étalés à angle droit sur le pétiole, et par le développement plus considérable du limbe, et qui n'a été observé jusqu'ici que dans le Permien des Etats-Unis et le Westphalien supérieur du Canada (1).

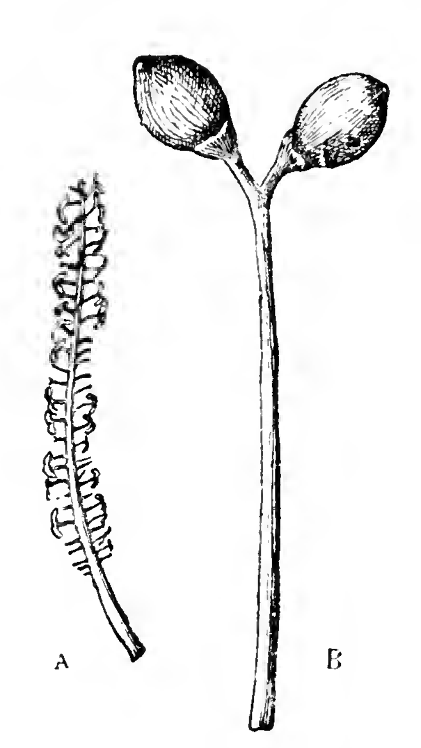


Fig. 174. — *Ginkgo pseudo-Huttoni* Saporta et Marion, du Jurassique de Sibérie. A, inflorescence mâle, grand. nat.; B, appareil fructificateur, réduit aux 2/3 de grand. nat. (d'après Saporta et Marion).

Le genre *Ginkgodium* Yokoyama, très voisin également du genre actuel, se distingue au contraire par un limbe graduellement atténué vers le bas en un court pétiole, tantôt à peine échancré au sommet, tantôt nettement bilobé; du sommet du pétiole partent, comme chez le *Ginkgo*, deux nervures qui suivent les bords du limbe, mais les nervules qui s'en détachent sont toutes simples et à peu près parallèles (fig. 175).

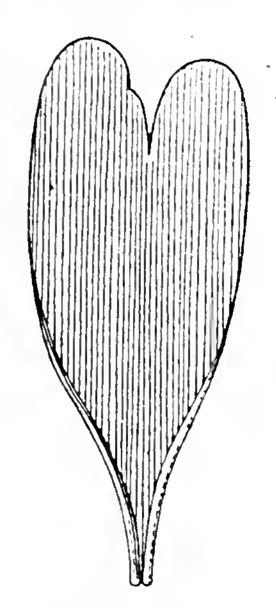


Fig. 175. — *Ginkgodium Nathorsti* Yokoyama, du Jurassique du Japon. Feuille de taille médiocre, légèrement réduite (d'après Yokoyama).

Ce genre n'a été signalé jusqu'ici que dans l'Oolithe inférieure du Japon (2).

Le genre *Whittleseya* Newberry, dont les feuilles semblent trop analogues à celles du genre précédent pour qu'on puisse douter de ses affinités avec le genre *Ginkgo*, présente un limbe également

(1) Dawson *a. e.*

(2) Yokoyama *a.*

atténué à la base en un court pétiole, mais tronqué en arc de cercle au sommet et à bord denté (1) : les nervures sont simples, ou bifurquées dès leur base, mais plus fortes que celles des feuilles de *Ginkgodium*, et formées, au moins en apparence, de plusieurs filets réunis en faisceau (fig. 176).

Le genre *Whittleseya*, trouvé dans le Culm des Etats-Unis, est, jusqu'à présent, le plus ancien représentant connu de la famille des Salisburiées.

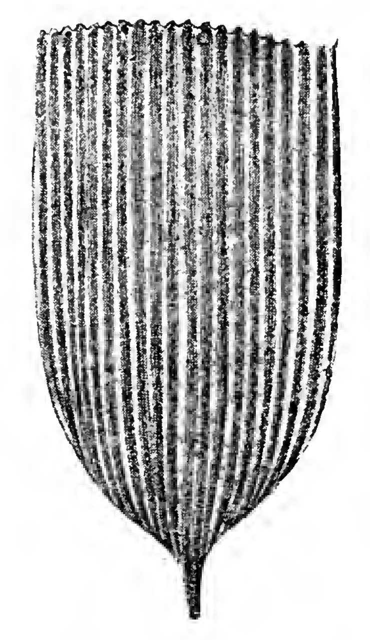


Fig. 176. — *Whittleseya elegans* Newberry, du Culm de l'Ohio. Feuille réduite aux 3/4 de grand. nat. (d'après Lesquereux).

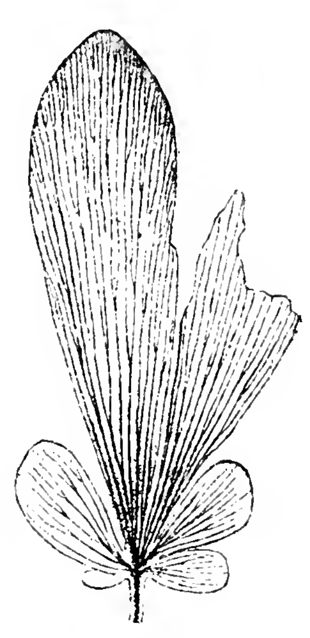


Fig. 177. — *Rhipidopsis ginkgoides* Schmalhausen, du Permien de la Petschora. Feuille de petite taille, grand. nat. (d'après Schmalhausen).

Le genre *Rhipidopsis* Schmalhausen comprend des feuilles de grande taille, à contour général orbiculaire ou ovale, formées de cinq à dix folioles cunéiformes, arrondies à leur partie supérieure, à bord entier, disposées en éventail au sommet d'un pétiole commun, de dimensions graduellement croissantes depuis les plus inférieures jusqu'à celles du milieu, parcourues par des nervures rayonnantes plusieurs fois dichotomes (fig. 177).

Ce genre, qui rappelle un peu certains *Ginkgo* jurassiques à feuilles profondément palmatipartites, a été observé dans le Permien de la Russie septentrionale, ainsi

(1) Lesquereux *c.*

que dans le Permotrias de l'Inde et de la République Argentine (1).

Il faut, suivant toute vraisemblance, en rapprocher le genre *Psygmophyllum* Schimper, du Permien de l'Oural, ou tout au moins l'une des espèces de ce genre(2), *Ps. expansum* Bron-

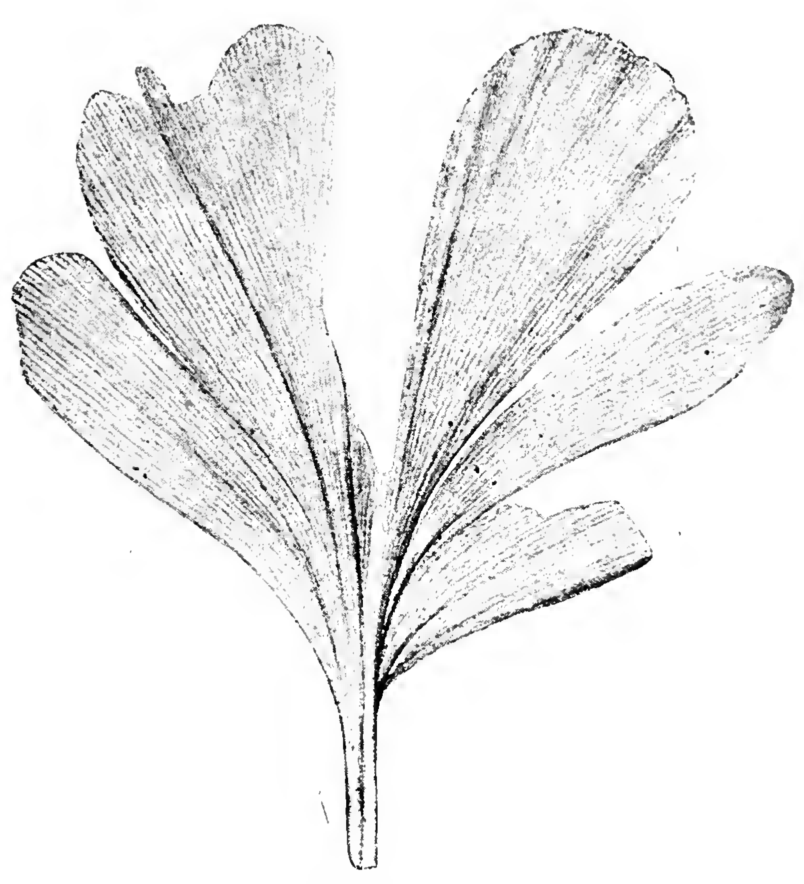


Fig. 178. — *Psygmophyllum expansum* Brongniart (sp.), du Permien de Russie. Feuille réduite aux 2/3 de grand. nat. (d'après Schmalhausen).

gniart (sp.), qui ne diffère guère des *Rhipidopsis* que par la décurrence de ses folioles, généralement soudées les unes aux autres sur une partie de leur longueur et se rétrécissant peu à peu à leur base en un pétiole commun (fig. 178).

Le genre *Ginkgophyllum* Saporta a été établi pour des feuilles également atténuées à leur base en un long pétiole, mais à limbe nettement cunéiforme, tantôt entier, tantôt divisé en plusieurs lobes par des incisions plus ou moins

---

(1) Schmalhausen *a*; Kurtz *b*; Zeiller *r*.

(2) Schmalhausen *c*.

profondes, à nervures rayonnantes divisées par dichotomie (fig. 179).

Ces feuilles ont été trouvées encore en place sur des rameaux, décurrentes à leur base, disposées en hélice et assez rapprochées, mais non groupées en bouquets sur des rameaux courts comme celles du *Ginkgo* actuel.

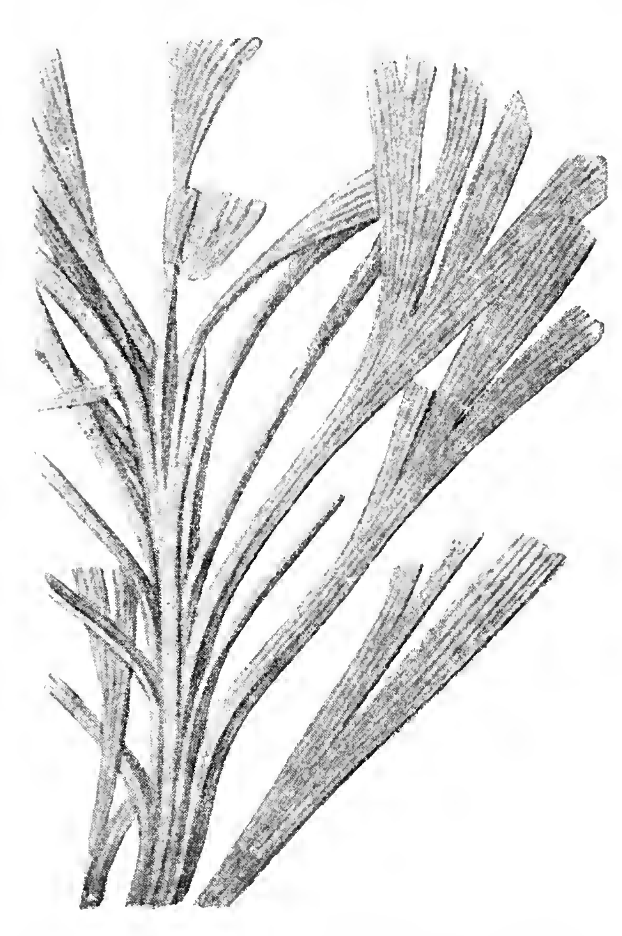


Fig. 179. — *Ginkgophyllum Grasseti* Saporta, du Permien de Lodève. Fragment de rameau feuillé, réduit aux 2/3 de grand. nat. (d'après Saporta).

Ce type générique a été rencontré, représenté par des formes assez diverses, dans le Westphalien d'Angleterre et dans le Permien.

Le genre *Baiera* F. Braun comprend des feuilles profondément palmatilobées, atténuées à la base en un pétiole de longueur variable, à limbe divisé par une série de dichotomies successives plus ou moins nombreuses en segments linéaires rayonnants, à lobes extrêmes tantôt aigus, tantôt arrondis au sommet (fig. 180).

Quelques-unes de ces feuilles ont été trouvées réunies en bouquets, comme celles des rameaux courts du *Ginkgo biloba*. De plus, un certain nombre d'espèces se sont montrées représentées, non seulement par des feuilles, mais par des inflorescences mâles et des inflorescences femelles, les premières différant de celles des *Ginkgo* parce que chaque pédicelle staminal porte à son sommet 5 à 7 sacs polliniques au lieu de 2 à 3, les inflorescences femelles affectant une disposition en rapport avec la division plus répétée du limbe foliaire, formées d'un axe court deux ou trois fois bifurqué et dont chaque branche porte un ovule à son extrémité.

Le genre *Baiera* se suit, représenté par un grand nombre d'espèces, depuis le Permien jusque vers le sommet du Crétacé.

Peut-être est-ce à côté de ce genre, comme l'avait pensé Heer, que devrait être placé le genre *Phœnicopsis*, déjà mentionné plus haut, chaque feuille s'y réduisant à un segment unique, linéaire ou ovale-linéaire.

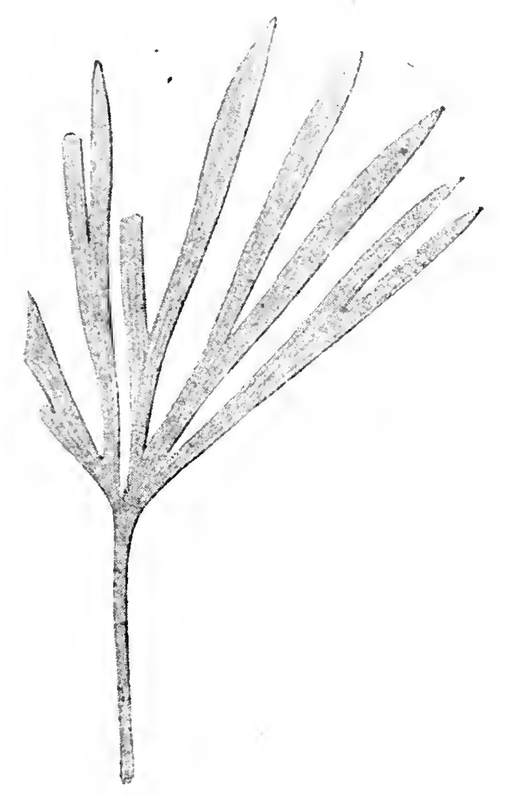


Fig. 180. — *Baiera gracilis* Bunbury, du Jurassique d'Angleterre. Feuille réduite aux 2/3 de grand. nat. (d'après Saporta).

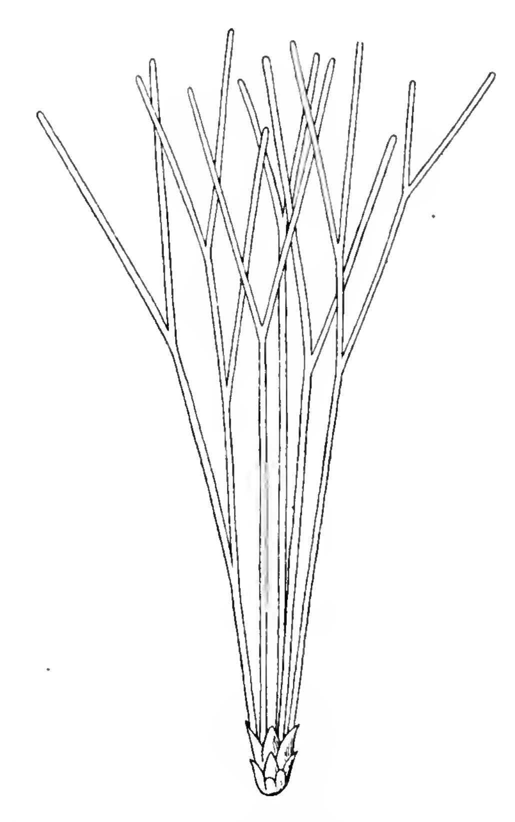


Fig. 181. — *Czekanowskia rigida* Heer, du Jurassique de Sibérie. Bouquet de feuilles, réduit aux 2/3 de grand. nat. (d'après Heer).

Le genre *Czekanowskia* Heer comprend des feuilles à limbe plusieurs fois dichotome, comme celles des *Baiera*, mais à segments dressés, extrêmement étroits et presque filiformes.

On les a trouvées souvent groupées en bouquets sur des rameaux courts, entourées d'écailles à leur base (fig. 181), et associées à des inflorescences mâles très analogues à celles des *Ginkgo*, ainsi qu'à des inflorescences femelles formées d'un axe pourvu de courts rameaux latéraux portant chacun deux petites graines à leur sommet.

Ce genre se montre à partir du Rhétien et s'élève jusque dans l'Urgonien.

Le genre *Trichopitys* Saporta possède également des feuilles à limbe plusieurs fois dichotome et à segments très étroits, mais à division irrégulière, et qui, au lieu d'être réunies en bouquets sur des rameaux courts, se sont montrées, chez une espèce du Permien de Lodève, disposées en hélice tout le long de rameaux normalement développés. La même espèce a offert, à l'aisselle des feuilles, des axes munis de courts ramules latéraux dont chacun se termine par une graine ovoïde (fig. 182); la valeur morphologique de ces axes reste malheureusement indécise, bien qu'il semble naturel de voir en eux des organes foliaires transformés; si cette interprétation est exacte, le genre *Trichopitys* se rattacherait positivement aux Salisburiées.

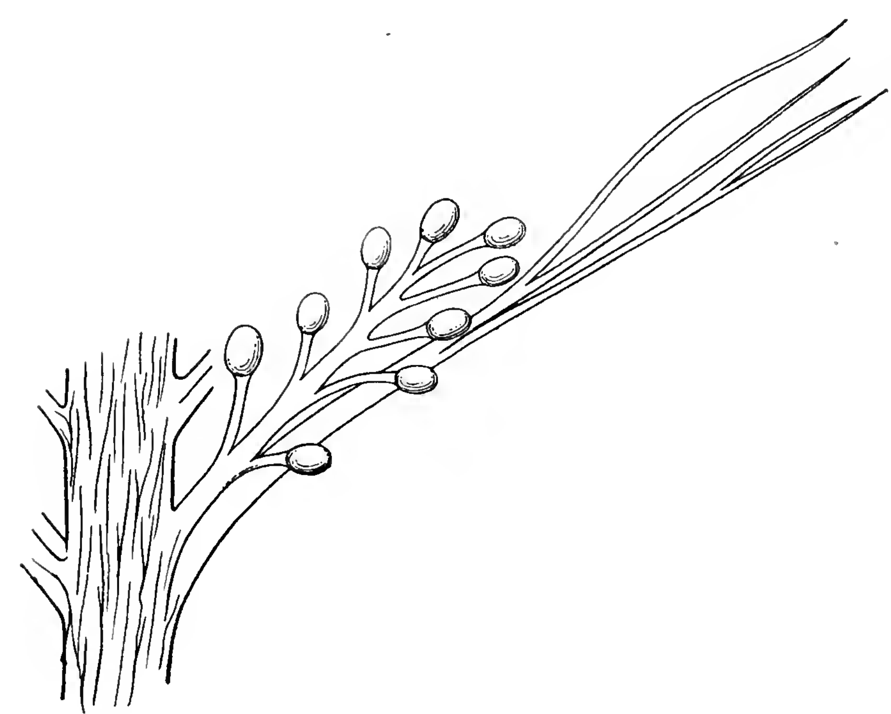


Fig. 182. — *Trichopitys heteromorpha* Saporta, du Permien de Lodève. Fragment de rameau, avec feuille et appareil fructificateur, réduit aux 2/3 de grand. nat.

Des feuilles de ce même type ont été retrouvées à différents niveaux, depuis le Permien jusque dans le Jurassique supérieur.

Il faut enfin mentionner, comme ayant été souvent rattaché aux Salisburiées, le genre *Dicranophyllum* Grand'Eury, qui comprend des rameaux garnis sur toute leur longueur de feuilles disposées en hélice, très rapprochées et légèrement décurrentes à leur base, à limbe linéaire se bifurquant une ou plusieurs fois sous des angles plus ou moins ouverts (fig. 183). Ces feuilles se distinguent de celles des *Trichopitys* par leur division plus régulière, et par leur élargisse-

ment à la base en un coussinet rhomboïdal, allongé dans le sens vertical, muni d'une carène longitudinale et rappelant un peu ceux des *Lepidodendron*.

Des échantillons trouvés à Ronchamp ont montré (1) de petites graines ovoïdes attachées en file, et à ce qu'il semble en deux séries parallèles, sur la partie inférieure, non divisée, de feuilles presque semblables aux feuilles normales, mais une

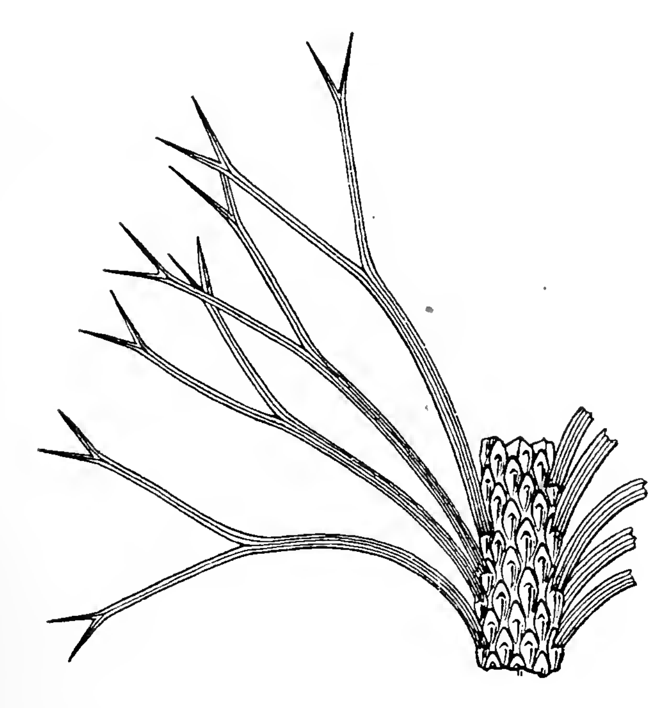


Fig. 183. — *Dicranophyllum gallicum* Grand'Eury, du Stéphanien. Rameau feuillé, réduit aux 4/5 de grand. nat.

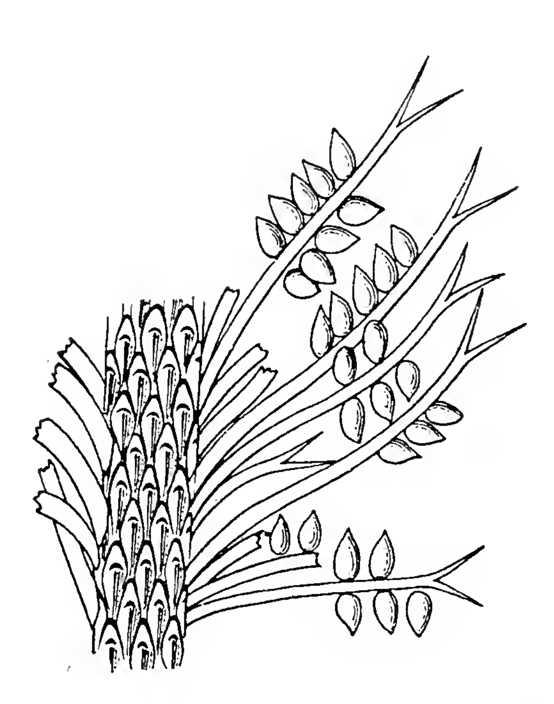


Fig. 184. — *Dicranophyllum gallicum* Grand'Eury. Rameau fertile, réduit aux 4/5 de grand. nat. (d'après Renault).

seule fois bifurquées (fig. 184). On ne peut malheureusement, sur les empreintes, se rendre compte si les feuilles sont toutes fertiles, ou si les feuilles séminifères sont placées à l'aisselle de feuilles stériles ; l'étude d'échantillons à structure conservée permettrait seule une interprétation exacte de la constitution de ces fructifications, qui font songer plutôt aux Conifères qu'aux Salisburiées, dont les *Dicranophyllum* paraissent cependant se rapprocher par la bifurcation répétée de leurs feuilles, construites sur le même plan que celles des *Czekanowskia* ou des *Trichopitys*.

Il est impossible, dans ces conditions, de préciser la place

(1) Renault *l.*

de ce genre, qui n'a été observé jusqu'ici que dans le Stéphanien, où il est représenté par trois ou quatre espèces.

CONIFÈRES

Inconnues dans les formations paléozoïques jusque vers la fin de l'époque houillère, les Conifères n'ont commencé à prendre une place appréciable dans la flore fossile qu'à partir du début de l'époque permienne ; très abondantes et très variées durant toute la période secondaire, elles ont joué surtout un rôle important dans la flore jurassique, concurremment avec les Cycadinées ; mais tandis que ces dernières n'ont laissé que fort peu de traces dans les couches tertiaires, les Conifères au contraire y sont assez fréquentes, avec des formes pour la plupart génériquement, quelquefois même, semble-t-il, spécifiquement identiques à celles de la flore actuelle.

Les Conifères fossiles se montrent le plus souvent représentées par des rameaux feuillés, conservés à l'état d'empreintes, portant quelquefois encore des chatons mâles ou des cônes femelles plus ou moins intacts ; bien qu'on puisse, dans quelques cas, en présence de semblables empreintes, hésiter sur l'attribution, soit entre les Conifères et les Lycopodinées s'il s'agit de rameaux à feuilles simples, soit entre les Conifères et les Cordaïtées s'il s'agit de feuilles plurinerviées, le plus ordinairement le mode de ramification, la forme et le mode d'insertion des feuilles suffisent pour faire reconnaître dans ces échantillons des restes de Conifères et même, assez fréquemment, pour en permettre l'assimilation avec des types génériques encore vivants.

Néanmoins si, même à l'époque secondaire, un assez grand nombre de formes se montrent fort analogues à des formes vivantes, on demeure souvent embarrassé sur la question de savoir dans quelle famille de la classe des Conifères

doivent être rangés de semblables débris, et même s'ils peuvent être directement rattachés à l'une ou l'autre des familles existantes, les caractères fournis par les seuls rameaux n'étant nullement décisifs, les affinités qu'ils semblent offrir étant parfois assez complexes, et la constitution des cônes eux-mêmes, lorsqu'on est assez heureux pour les trouver encore en relation avec les rameaux feuillés, ne pouvant pas toujours être clairement reconnue sur des empreintes. On rencontre bien, il est vrai, dans quelques gisements des cônes ou des bois à structure conservée, comme par exemple dans les couches à nodules phosphatés de l'Infracrétacé ; mais outre que les bois ne donnent pas toujours des renseignements décisifs, on ne retrouve généralement pas dans ces gisements les rameaux correspondants, et l'identification avec les échantillons trouvés en empreintes dans des couches de même âge demeure des plus incertaines.

Il faut noter en outre que des rameaux presque identiques d'aspect peuvent appartenir à des types génériques différents, comme le prouve, par exemple, dans la flore actuelle, la ressemblance des rameaux de *Cryptomeria* avec ceux de certains *Araucaria*. Aussi, pour un certain nombre des formes de Conifères fossiles qui n'ont pu être identifiées à des genres vivants, la place à leur attribuer reste-t-elle quelque peu indécise et faut-il, en attendant de nouvelles découvertes et des renseignements plus complets, se borner à les rapprocher des familles avec lesquelles les analogies semblent les plus marquées.

C'est sous la réserve de cette observation que vont être passés en revue les cinq groupes des Taxinées, des Araucariées, des Taxodinées, des Cupressinées et des Abiétinées, en comprenant dans chacun, à côté des formes qui ont été reconnues pour lui appartenir réellement, celles qui ont paru devoir en être rapprochées, au moins provisoirement, à raison de la similitude de leurs caractères.

Quelques mots seront consacrés, à la suite de l'examen de

ces groupes, aux principaux types génériques qu'il est possible de distinguer parmi les bois de Conifères rencontrés à l'état fossile.

Il ne sera, d'ailleurs, question ici, parmi les genres très nombreux entre lesquels ont été réparties les Conifères fossiles, que de ceux qui sont les plus importants ou les plus caractéristiques, ou qui peuvent offrir un intérêt particulier au point de vue de l'histoire de la succession des formes végétales dans les temps géologiques.

Taxinées et formes similaires.

On ne connaît à l'état fossile qu'un nombre assez restreint de types susceptibles d'être rattachés aux Taxinées, et la plupart d'entre eux appartiennent à des formations relativement récentes, ayant été rencontrés dans le Crétacé ou dans le Tertiaire.

On a signalé cependant dans le Trias et le Jurassique, en les classant sous le nom générique de *Taxites* Brongniart, un certain nombre de rameaux à feuilles linéaires distiques, portées sur des coussinets légèrement saillants et décurrents, et rappelant ceux des *Taxus;* mais il est impossible, en l'absence de fructifications, d'affirmer qu'ils appartiennent réellement à des Taxinées plutôt, par exemple, qu'à des Taxodinées.

Le genre *Taxus* paraît être représenté dans le Tertiaire, notamment par des graines, de même que les genres *Torreya* et *Cephalotaxus*. Il ne paraît guère douteux qu'il faille rapporter aux *Torreya* certains rameaux de l'Infracrétacé du Groënland ainsi que des Etats-Unis et du Japon, et la présence de l'espèce actuelle du Japon, *T. nucifera*, a été reconnue avec certitude dans le Pliocène aux environs de Lyon ainsi qu'en Auvergne. Des rameaux feuillés ressemblant de tout point à ceux des *Cephalotaxus* ont été,

d'autre part, observés dans l'Infracrétacé des Etats-Unis, et décrits (1) sous le nom générique de *Cephalotaxopsis* Fontaine.

Le genre *Phyllocladus* a été signalé également dans le Crétacé, notamment dans le Crétacé moyen du Dakota (2), d'après des empreintes qui offrent en effet une très grande ressemblance avec les phyllodes des espèces actuelles de ce genre.

Enfin des feuilles assimilables à celles des *Podocarpus* ont été rencontrées dans le Crétacé et dans le Tertiaire à

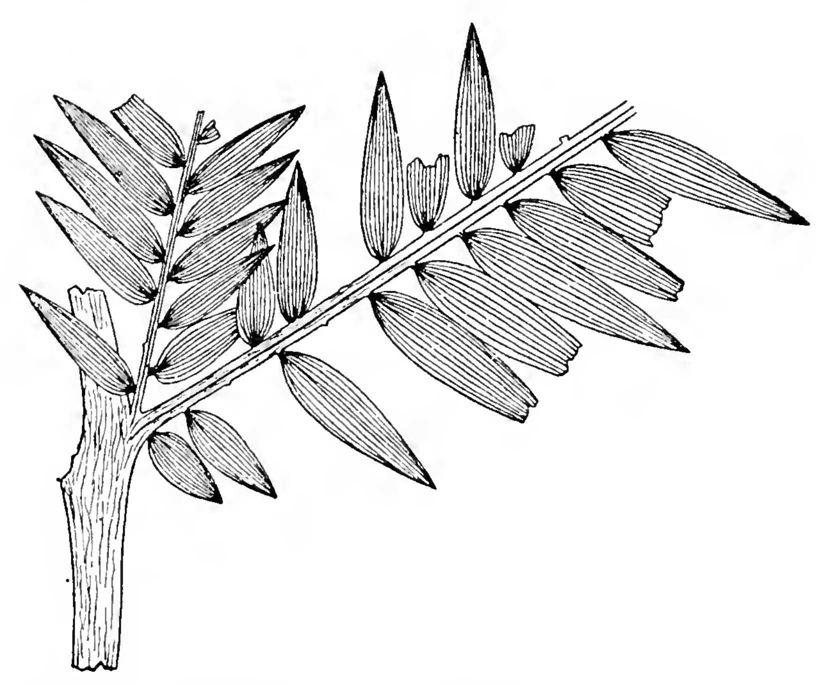


Fig. 185. — *Nageiopsis heterophylla* Fontaine, de l'Infracrétacé des Etats-Unis. Rameau feuillé, réduit aux 3/4 de grand. nat. (d'après Fontaine).

différents niveaux : les couches infracrétacées des Etats-Unis ont fourni notamment de nombreuses empreintes de rameaux à feuilles distiques, plus ou moins contractées à la base, effilées au sommet en pointe aiguë, à limbe plurinervié, que M. Fontaine a classées (3) sous le nom de *Nageiopsis* (fig. 185) et qui ressemblent en effet singulière

(1) Fontaine *b*.
(2) Lesquereux *d*.
(3) Fontaine *b*.

ment à certains *Podocarpus* de la section des *Nageia;* ce genre *Nageiopsis*, représenté dans les couches du Potomac par plusieurs formes spécifiques, a été retrouvé en outre dans le Crétacé du Japon ainsi que dans le Wealdien d'Angleterre (1), et paraît avoir été assez largement répandu à ce niveau.

On a observé en outre dans le Crétacé moyen de Bohême et dans plusieurs gisements appartenant aux différents étages du Tertiaire, mais principalement à l'Eocène, des feuilles uninerviées, de dimensions variables, qui paraissent bien appartenir à des Podocarpées de la section des *Eupodocarpus*.

Araucariées et formes similaires.

Parmi les formes assimilables aux Araucariées, les unes, provenant de dépôts relativement récents et représentées par des cônes aussi bien que par des rameaux, ont pu être rapportées avec certitude à cette famille et sont même rentrées pour la plupart dans des genres encore vivants; les autres, plus anciennes, ne peuvent être que rapprochées des Araucariées, bien que, pour quelques-unes au moins, ce que l'on sait de la constitution de leurs strobiles vienne à l'appui de ce rapprochement.

Il en est ainsi pour le type générique le plus ancien de ce groupe, le genre *Walchia* Sternberg, caractérisé par la disposition régulièrement pennée des ramules, étalés dans le plan du rameau et très rapprochés les uns des autres, garnis de petites feuilles falciformes, carénées, élargies et décurrentes à la base, tantôt dressées, tantôt étalées (fig. 186).

Les rameaux de *Walchia* ressemblent ainsi d'une façon frappante à ceux de certains *Araucaria*, de l'*Ar. excelsa* en particulier. Quelques-uns ont été trouvés encore munis (2) de cônes

---

(1) YOKOYAMA *b;* SEWARD *c.*

(2) BERGERON *a.*

cylindriques attachés à l'extrémité de ramules plus ou moins développés (*W. piniformis* Schlotheim [sp.]), mais il n'a pas été possible de reconnaître la constitution de ces cônes. Sur d'autres, appartenant à une espèce différente (*W. filiciformis* Schlotheim [sp.]), les cônes se sont montrés (1) formés d'écailles peu épaisses, rappelant à cet égard celles des cônes de *Cunninghamia*, et portant une seule graine chacune,

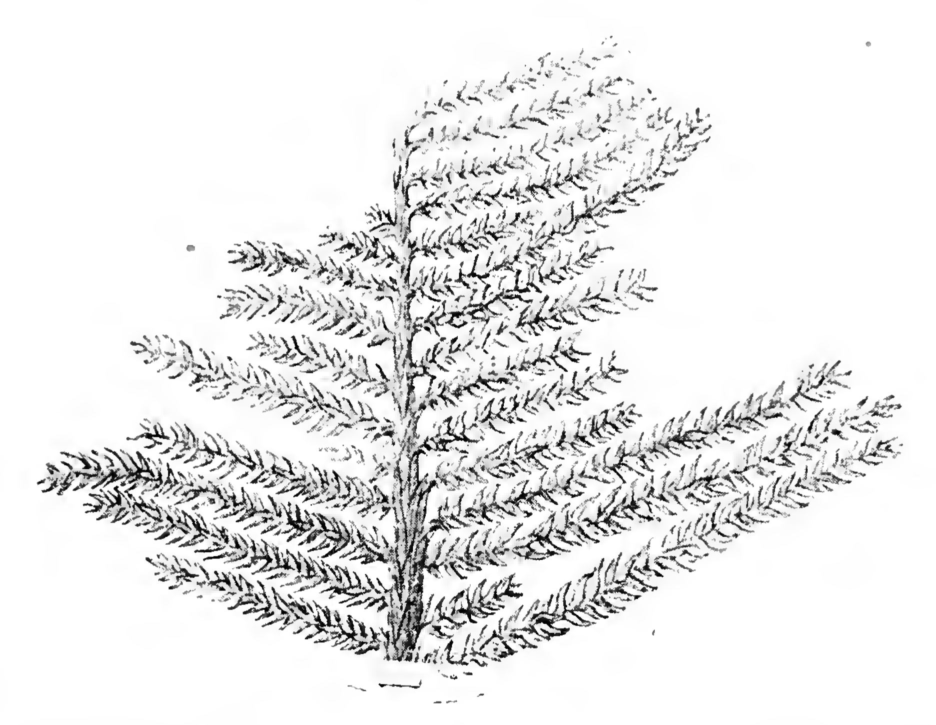


Fig. 186. — *Walchia hypnoides* Brongniart (sp.), du Permien. Rameau garni de ramules feuillés, grand. nat. (d'après Saporta).

comme celles des *Araucaria* et des *Dammara*. D'autres encore ont offert des graines disposées entre les feuilles vers l'extrémité de rameaux en apparence à peine modifiés (2), mais sans qu'on puisse affirmer, la conservation en étant trop imparfaite, que les feuilles à l'aisselle desquelles ces graines paraissent fixées ne s'élargissaient pas également en écailles peu épaisses. Certains échantillons semblent pourvus de chatons mâles, cylindriques, portés à l'extrémité des ramules.

Enfin, à ces débris de rameaux on trouve souvent associés des moules d'étuis médullaires marqués sur toute leur

(1) Zeiller *l*.

(2) Grand'Eury *a*; Renault *g*, *r*.

longueur de saillies ovales-linéaires disposées en quinconce et divisées en deux branches par un sillon médian, offrant parfois, de distance en distance, des renflements correspondant à des verticilles de rameaux (*Schizodendron* Eichwald), et ressemblant singulièrement aux moules homologues que donneraient des *Araucaria;* des fragments de bois encore adhérents à ces moules ont montré la structure des bois d'Araucariées (1).

Il semble donc qu'on puisse légitimement rapprocher des Araucariées ce genre *Walchia,* qui apparaît vers le sommet du Stéphanien et se montre très abondant dans le Permien.

Le genre *Gomphostrobus* Marion, trouvé dans le Permien inférieur (2), n'est connu que par des fragments de rameaux identiques d'aspect à ceux des *Walchia,* portant des cônes à écailles caduques, monospermes, mais bifurquées à leur sommet en deux pointes aiguës plus ou moins longues et plus ou moins divergentes, ce qui les distingue des écailles des cônes de *Walchia* (fig. 187).

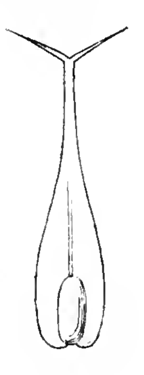


Fig. 187. — *Gomphostrobus bifidus* E. Geinitz (sp.), du Permien. Écaille détachée, de grand. nat. (d'après Potonié).

M. Potonié regarde, il est vrai, ces écailles comme des bractées sporangifères de Lycopodinées voisines des *Psilotum* (3); mais la ressemblance avec les *Walchia* me paraît trop étroite pour laisser un doute sur les affinités réciproques de ces deux types génériques.

Le genre *Ullmannia* Gœppert, qui appartient en propre au Permien, présente des rameaux à ramification irrégulière et peu abondante, garnis de feuilles charnues, tantôt presque cylindriques, tantôt en crochet, très serrées, et marquées

(1) Potonié *a ;* Zeiller *l.*

(2) Marion *b.*

(3) Potonié *c.*

de ponctuations alignées en files, correspondant à des stomates.

Quelques cônes, d'assez petite taille, ont été trouvés attachés à des rameaux d'*Ullmannia*, mais la constitution n'a pu en être reconnue.

L'analogie de ces rameaux avec ceux du genre suivant, et la structure de bois qui paraissent leur appartenir et rentrent dans le type *Araucarioxylon*, conduisent à rapprocher les *Ullmannia* des Araucariées, mais sans qu'on puisse rien affirmer quant à leurs affinités réelles.



Fig. 188. — *Pagiophyllum peregrinum* Lindley et Hutton (sp.), du Rhétien de la Lozère. Rameau réduit aux 3/4 de grand. nat. (d'après Saporta).

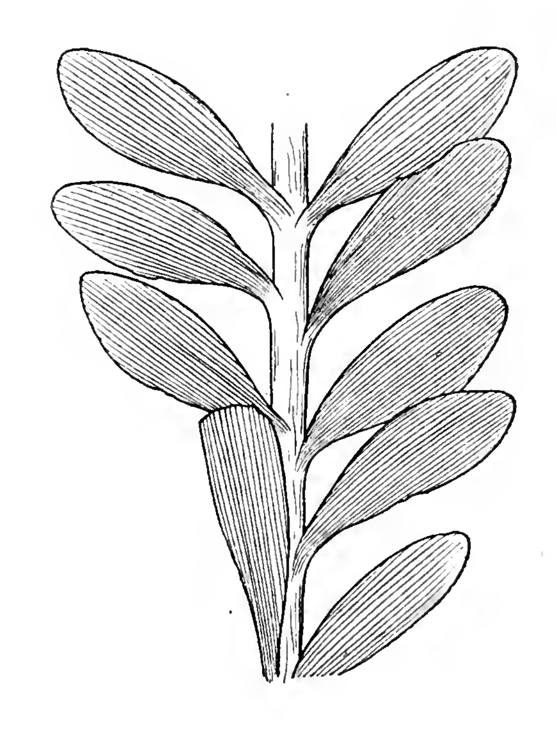


Fig. 189. — *Albertia Brauni* Schimper et Mougeot, du Grès bigarré des Vosges. Rameau feuillé, réduit aux 2/3 de grand. nat. (d'après Schimper et Mougeot).

Le genre *Pagiophyllum* Heer, qui apparaît dans le Trias et se suit jusque dans l'Infracrétacé, offre également des rameaux à ramification rare et irrégulière, garnis de feuilles falciformes épaisses, tétragones, plus ou moins aiguës au sommet, décurrentes et imbriquées à leur base, très analogues d'aspect aux rameaux de certains *Araucaria* (fig. 188).

Les cônes, globuleux et de petite taille, sont composés d'écailles ligneuses, épaisses, rappelant celles des cônes d'*Araucaria* et monospermes comme elles.

Le genre *Albertia* Schimper et Mougeot, du Trias, n'est connu que par des rameaux pourvus de feuilles ovales allongées, décurrentes à leur base, à limbe plurinervié (fig. 189), rappelant celles des *Araucaria* du type *Colymbea* et celles des *Dammara* ; sa place reste fort indécise.

Le genre *Araucaria* se montre dans le Jurassique, représenté à la fois par des rameaux et par des cônes ou des écailles dont l'attribution ne paraît pas discutable ; il se suit en Europe à travers le Crétacé jusque dans l'Eocène, représenté, surtout dans le Crétacé moyen, par de nombreuses formes spécifiques, les unes à feuilles en crochet du type *Eutassa*, les autres à feuilles planes, plurinerviées, du type *Colymbea*.

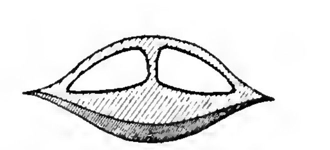


Fig. 190. — *Pseudoaraucaria major* Fliche, de l'Albien. Coupe transversale d'une écaille, grand. nat. (d'après Fliche).

Il a été reconnu également dans l'hémisphère austral, notamment dans le Tertiaire de la Nouvelle-Zélande ainsi que de la Terre de Feu (1).

Le genre *Pseudoaraucaria* Fliche, connu seulement par des cônes à structure conservée trouvés dans l'Infracrétacé de l'Argonne (2), se distingue du genre *Araucaria* par la présence sur chaque écaille de deux graines placées de part et d'autre de la ligne médiane (fig. 190), ainsi que la soudure moins intime de l'écaille ovulifère avec la bractée, caractères qui tendent à rapprocher ce type des Abiétinées, tous les autres, forme et caducité des écailles notamment, étant conformes à ce que l'on observe chez les *Araucaria*.

(1) Ettingshausen *d*; Dusen *a*.

(2) Fliche *c*.

On a rapproché du genre *Dammara*, sous le nom de *Dammarites*, des feuilles ovales-lancéolées, plurinerviées, à limbe très développé (1), provenant du Crétacé moyen du Dakota, et l'on a même rapporté formellement à ce genre des écailles de cônes trouvées à peu près au même niveau, en Bohême, au Groënland et aux Etats-Unis (2); mais l'attribution de ces écailles comme de ces feuilles demeure un peu incertaine, de même que celle de cônes globuleux du Crétacé moyen de Bohême classés d'abord comme *Dammarites* et regardés plus tard par M. Velenovsky (3), mais sans preuve bien formelle, à ce qu'il semble, comme représentant non des cônes, mais des extrémités de rameaux, renflées et garnies de coussinets foliaires saillants, appartenant au genre *Krannera*.

Le genre *Dammara* semble toutefois positivement représenté à l'état fossile, dans le Crétacé supérieur et dans le Tertiaire de la Nouvelle-Zélande (4).



Fig. 191. — *Doliostrobus Sternbergi* Marion, de l'Oligocène du Gard. Rameaux et cône, grand. nat. (d'après Marion).

Il faut, en tout cas, classer dans le groupe des Dammarées le genre éteint *Doliostrobus* Marion (5), à rameaux irrégulièrement ramifiés, garnis de feuilles aciculaires plus ou moins développées, tantôt appliquées, tantôt assez étalées, à cônes globuleux de taille réduite composés d'écailles caduques, aiguës au sommet (fig. 191), portant chacune une

(1) Lesquereux *d*.

(2) Heer *d*; Newberry *d*.

(3) Velenovsky *a*.

(4) Ettingshausen *d*.

(5) Marion *a*.

graine unique, libre, et munie d'une aile latérale, comme celles des *Dammara*.

Le genre *Doliostrobus*, qui ne laisse pas de rappeler un peu les *Pagiophyllum*, a été rencontré dans l'Eocène et le Miocène, mais il paraît avoir été surtout abondant à l'époque oligocène.

Peut-être faut-il rapprocher de ce type générique le genre *Cyparissidium* Heer (1), à rameaux grêles, garnis de petites feuilles aciculaires appliquées, portant des cônes ovoïdes ou globuleux, à écailles épaisses, monospermes.

Ce genre, dont la place demeure assez incertaine, a été observé d'une part dans le Rhétien, d'autre part dans le Crétacé, où il semble avoir été assez répandu.

Enfin, on a classé sous le nom de *Cunninghamites* Sternberg ou même rapporté directement au genre *Cunninghamia* des rameaux garnis de feuilles étroitement lancéolées, subdistiques, assez semblables en effet à ceux du *Cunninghamia sinensis* actuel, et dont quelques-uns ont été trouvés portant à leur extrémité des cônes allongés, composés d'écailles rappelant un peu par leur forme celles des *Dammara* (2).

Ce type générique n'a été observé jusqu'ici que dans le Crétacé moyen ou supérieur.

Taxodinées et formes similaires.

Outre les formes qui ont pu être positivement attribuées à des genres encore vivants, on a rapporté aux Taxodinées ou tout au moins rapproché de cette famille plusieurs types de Conifères fossiles, dont les cônes ont montré des écailles polyspermes à bord lobé ou crénelé, comme le sont celles de la plupart des Taxodinées, et dont un certain nombre ont

(1) Heer *d*.

(2) Velenovsky *b*.

offert dans leurs feuilles un dimorphisme plus ou moins prononcé suivant la place qu'elles occupent sur les rameaux, rappelant celui qu'on observe chez les *Taxodium* et les *Glyptostrobus;* néanmoins, pour quelques-uns de ces types génériques, l'attribution demeure tant soit peu indécise, les renseignements fournis par les empreintes n'étant pas toujours suffisamment précis.

De ces divers genres, dont les principaux seront seuls mentionnés ici, le plus ancien est le genre *Voltzia* Bron-

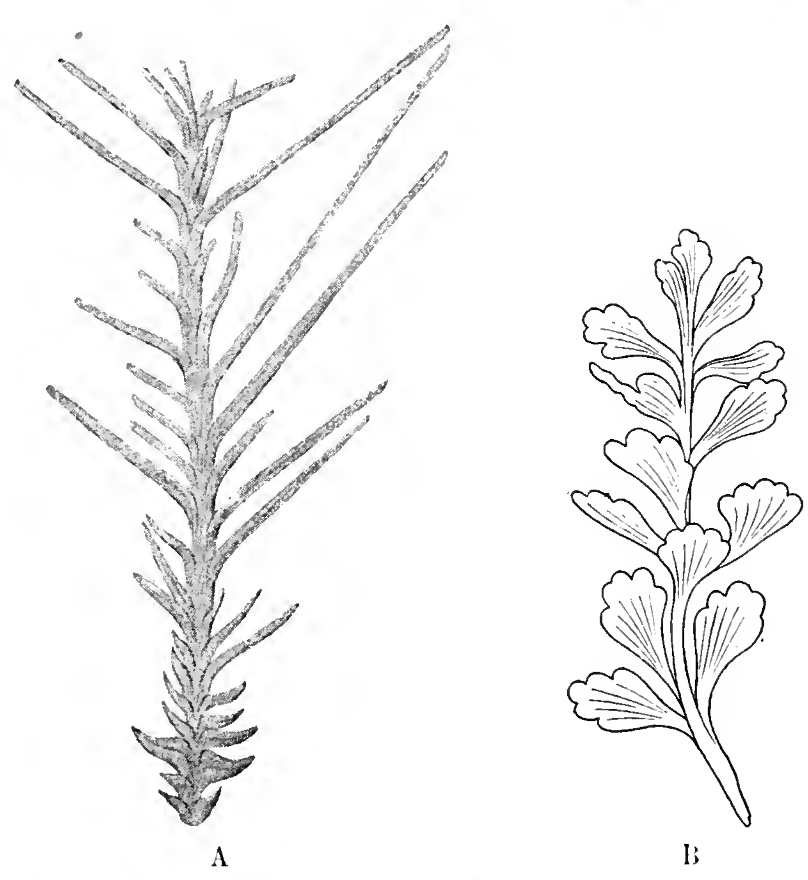


Fig. 192. — *Voltzia heterophylla* Schimper et Mougeot, du Grès bigarré des Vosges : A, rameau avec feuilles dimorphes, réduit aux 2/3 de grand. nat. ; B, fragment de cône, réduit aux 2/3 de grand. nat. (d'après Schimper et Mougeot).

gniart, à rameaux garnis de ramules distiques assez espacés, portant des feuilles falciformes, carénées, décurrentes à la base, et parfois, dans leur portion supérieure, de longues feuilles linéaires subdistiques (fig. 192 A).

Les strobiles, de forme cylindrique, très allongés, sont composés d'écailles lâchement imbriquées, en forme de coin, munies sur leur bord supérieur de trois à cinq lobes arrondis (fig. 192 B) et portant deux ou trois graines ailées.

Ce genre a été observé dans le Permien et surtout dans le Trias.

Le genre *Leptostrobus* Heer, du Jurassique de Sibérie, offre des cônes à peu près identiques à ceux des *Voltzia*, portés à l'extrémité de rameaux garnis de courtes feuilles falciformes appliquées, et en outre des rameaux courts garnis de longues feuilles linéaires en bouquet, ce qui le distingue du genre précédent.

Le genre *Cheirolepis* Schimper est caractérisé par des rameaux irrégulièrement ramifiés, à petites feuilles squamiformes dressées, imbriquées à la base, et par des cônes cylindriques formés d'écailles assez rapprochées, rétrécies en un court pédicelle cunéiforme, divisées au sommet par de profondes échancrures en cinq lobes aigus, et portant chacune deux graines brièvement ailées.

Il a été rencontré dans le Rhétien et dans le Lias.

Le genre *Palissya* Endlicher présente, comme le genre *Voltzia*, des rameaux à feuilles dimorphes, les unes courtes, falciformes, décurrentes à la base, les autres, occupant les ramules extrêmes, linéaires-lancéolées, aiguës au sommet, uninerviées, plus ou moins tordues à la base et étalées latéralement (fig. 193 A).

Les cônes, lâches, de forme cylindrique, sont composés d'écailles étalées, assez longues, aiguës au sommet, portant plusieurs graines (fig. 193 B); mais les interprétations varient à leur sujet : suivant les uns (1), ces écailles seraient munies de lobes latéraux arrondis, portant chacun une graine; suivant Schenk (2), les écailles auraient le bord entier et les graines seraient disposées en file sur leur axe médian, l'apparence de lobes résultant de ce que, sur les

(1) Saporta *c*.
(2) Schenk *g*.

empreintes, ces graines forment des saillies successives sur le contour de l'écaille.

On ne peut, en somme, se prononcer sur les affinités réelles de ce genre, qui a été assez abondant à l'époque rhé-

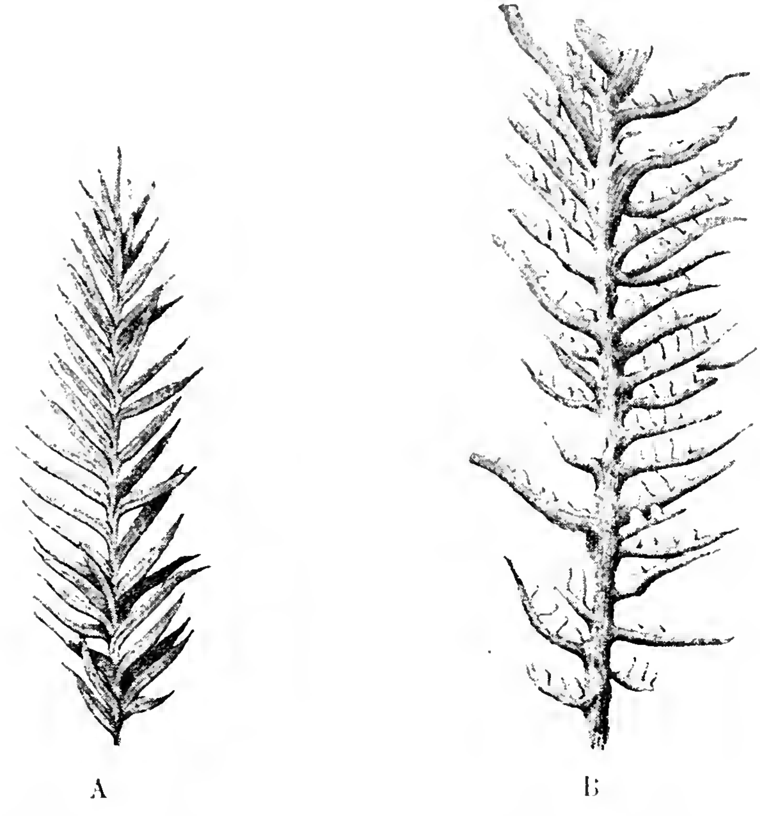


Fig. 193. — *Palissya Brauni* Endlicher, du Rhétien. A, rameau ; B, cône ; réduits aux 3/4 de grand. nat. (d'après Saporta).

tienne et qui paraît, d'après des empreintes de rameaux, malheureusement non accompagnés de cônes, se retrouver dans le Jurassique de l'Inde.

Le genre *Brachyphyllum* Brongniart comprend des rameaux généralement épais, à ramification distique, irrégulière, garnis de feuilles squamiformes très courtes, d'apparence charnue, affectant la forme d'écussons à contour rhomboïdal ou hexagonal plus ou moins régulier munis d'une carène dorsale et prolongés en une pointe tantôt mousse, tantôt aiguë, plus ou moins prononcée (fig. 194).

Avec leurs feuilles ainsi constituées, ces rameaux ressemblent d'une part à ceux de certains *Athrotaxis*, d'autre part à des rameaux d'*Araucaria* du type de l'*Ar. imbricata* dont les feuilles seraient réduites, par l'avortement du limbe,

à leur écusson basilaire. Des cônes ovoïdes ou globuleux ont été trouvés, chez quelques espèces, encore attachés à ces rameaux : ils offrent des écailles à écusson terminal déprimé au centre, lesquelles paraissent avoir porté de une à trois graines brièvement ailées. Il semble, d'après ces caractères, que les *Brachyphyllum* doivent, comme l'ont admis Heer et Schenk (1), être rapprochés des Taxodinées, tandis que Saporta (2) les regardait plutôt comme alliés aux Araucariées, à raison de la grande ressemblance de certains d'entre eux avec les *Pagiophyllum*. L'étude de cônes mieux conservés, si l'on peut en découvrir, permettra seule de se prononcer positivement sur les affinités de ce type générique.

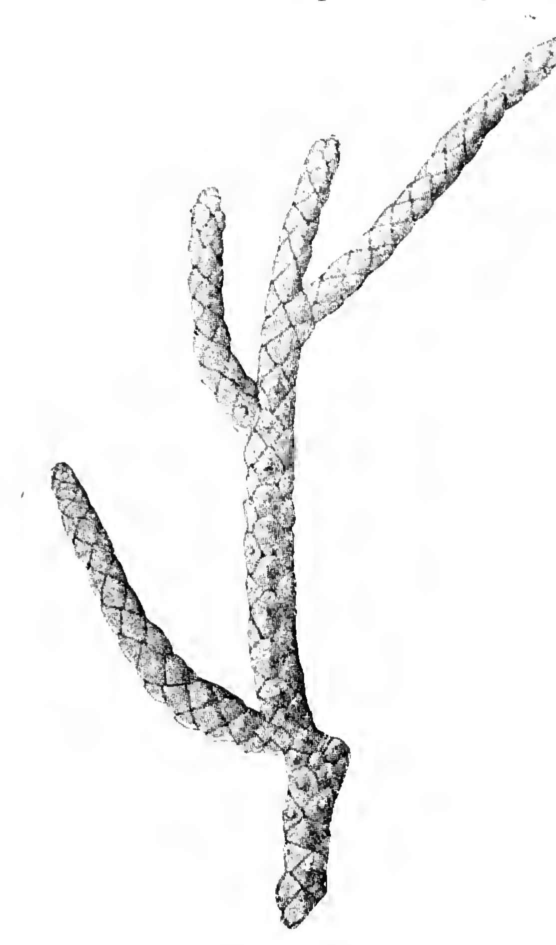


Fig. 194. — *Brachyphyllum nepos* Saporta, du Kimméridien. Rameau réduit aux 2/3 de grand. nat. (d'après Saporta).

Le genre *Brachyphyllum*, rencontré déjà dans le Rhétien, se montre très abondant et varié dans le Jurassique, et se suit jusque vers le milieu du Crétacé.

Le genre *Athrotaxopsis* Fontaine (3) a été établi pour des rameaux garnis de ramules distiques réguliers, assez rapprochés, à petites feuilles squamiformes étroitement appliquées, carénées sur le dos, les ramules inférieurs souvent très réduits et portant dans ce cas des cônes globuleux ou ellipsoïdaux de petite taille, composés d'écailles ligneuses monospermes.

(1) Heer *d*; Schenk *g*.

(2) Saporta *c*.

(3) Fontaine *b*.

La constitution des cônes ne paraît pas toutefois assez nettement précisée pour permettre de juger si ce genre est réellement allié aux *Athrotaxis*, avec lesquels il offre, d'ailleurs, au point de vue des caractères extérieurs, une ressemblance marquée.

Le genre *Athrotaxopsis* n'a été observé jusqu'ici que dans l'Infracrétacé des Etats-Unis, où il est représenté par plusieurs espèces.

Le genre *Sphenolepidium* Heer comprend des rameaux en général assez grêles, à ramification distique irrégulière, garnis de petites feuilles squamiformes, arquées, imbriquées à la base, plus ou moins carénées, et portant de petits cônes globuleux à écailles tronquées au sommet, sur chacune desquelles sont fixées de trois à cinq graines.

Ce genre, qui se suit depuis le Rhétien jusque dans l'Infracrétacé, ressemble à tel point au genre *Sequoia* qu'on peut se demander s'il ne devrait pas être simplement fondu avec lui ; mais la constitution des cônes n'est pas connue avec une précision suffisante pour qu'on puisse se prononcer à cet égard.

En tout cas, le genre *Sequoia* se montre dans l'Infracrétacé, avec des cônes identiques de tout point à ceux des deux espèces actuelles, et des rameaux appartenant aux deux types représentés par celles-ci, les uns à feuilles squamiformes, les autres à feuilles linéaires étalées latéralement. Il se suit à travers le Crétacé, où il compte de nombreuses formes spécifiques, et à travers le Tertiaire, jusque dans les couches pliocènes d'Italie, représenté notamment par une espèce, *Seq. Langsdorffi* Brongniart (sp.), qui paraît être l'ancêtre direct du *Seq. sempervirens* de Californie, dont elle ne se distingue par aucun caractère un peu important.

Le genre *Geinitzia* Heer paraît se rapprocher du genre

Sequoia, dont il diffère surtout par ses cônes cylindriques très allongés, à axe épais, à écailles dilatées au sommet en un écusson hexagonal aussi haut que large ; les rameaux sont garnis de petites feuilles falciformes, imbriquées, carénées sur le dos, et très serrées.

Ce genre n'a été rencontré que dans le Crétacé moyen et supérieur.

Le genre *Cryptomeria* a été reconnu dans l'Eocène de l'Angleterre ainsi que de l'Ouest de la France (1), représenté par des rameaux et par des cônes ressemblant infiniment à ceux du *Crypt. japonica* actuel.

Enfin les genres vivants *Taxodium* et *Glyptostrobus* ont été également trouvés à l'état fossile, bien reconnaissables à leurs cônes, encore en place au bout de quelques rameaux.

Le premier d'entre eux se montre dans l'Eocène et paraît avoir été très largement répandu pendant l'époque miocène dans toute l'Europe ainsi qu'aux Etats-Unis, représenté par une forme spécifique bien connue dans toutes ses parties, rameaux, fleurs et cônes, et impossible à séparer du *Tax. distichum* qui peuple aujourd'hui les *swamps* de la Louisiane.

Le second, représenté dès l'Infracrétacé par des rameaux et des débris de cônes dont l'attribution ne semble pas douteuse, a occupé aussi une place importante dans la flore tertiaire depuis l'Oligocène jusqu'au Pliocène, avec une espèce, *Glypt. europæus* Heer, qui a laissé de nombreux débris, rameaux, inflorescences mâles et femelles, et cônes, dans la plupart des dépôts d'eau douce de l'Europe et de l'Amérique du Nord.

---

(1) Gardner *a*; Boulay *b*.

Cupressinées et formes similaires.

Les Cupressinées semblent moins largement représentées à l'état fossile que les Araucariées et les Taxodinées, et elles paraissent remonter un peu moins haut, les premiers débris susceptibles de leur être attribués ayant été trouvés seulement dans le Trias supérieur et dans le Rhétien. On leur a rapporté, d'une façon générale, tous les rameaux de Conifères plus ou moins aplatis, munis de feuilles opposées disposées par paires alternantes, et offrant ainsi l'aspect caractéristique qui distingue la plupart des Cupressinées actuelles; mais il n'est pas certain que tous les rameaux ainsi constitués appartiennent réellement aux Cupressinées, certains rameaux à feuilles décussées trouvés dans le Crétacé du Groënland (genre *Inolepis* Heer) s'étant montrés pourvus de cônes à écailles spiralées, et non verticillées, dont la disposition fait penser plutôt à des Taxodinées.

Quoi qu'il en soit, on a réuni sous le nom de *Thuyites* Brongniart les rameaux à aspect de Cupressinées, mais non susceptibles d'une détermination générique plus sûre, rappelant ceux des *Thuya* par la disposition décussée de leurs feuilles, à feuilles faciales et latérales bien distinctes, celles-ci arquées, plus ou moins aiguës au sommet.

De tels rameaux ont été trouvés à différents niveaux, depuis le Rhétien jusque dans le Crétacé supérieur.

On a classé, d'autre part, sous le nom de *Widdringtonites* Endlicher des ramules garnis de feuilles squamiformes plus ou moins comprimées, arquées, tantôt spiralées, tantôt opposées, comme le sont celles des rameaux âgés des *Widdringtonia*, mais sans que l'on puisse rien affirmer quant à l'attribution aux Cupressinées de la plupart d'entre eux.

Des rameaux de ce type ont été reconnus à différents

niveaux depuis le Trias supérieur jusque vers le sommet du Crétacé.

Le genre *Widdringtonia* est, du reste, représenté à l'état fossile par des rameaux encore munis de petits cônes quadrivalves bien reconnaissables, trouvés, les uns dans le Jurassique supérieur, d'autres dans le Crétacé moyen, d'autres encore à divers niveaux du Tertiaire.

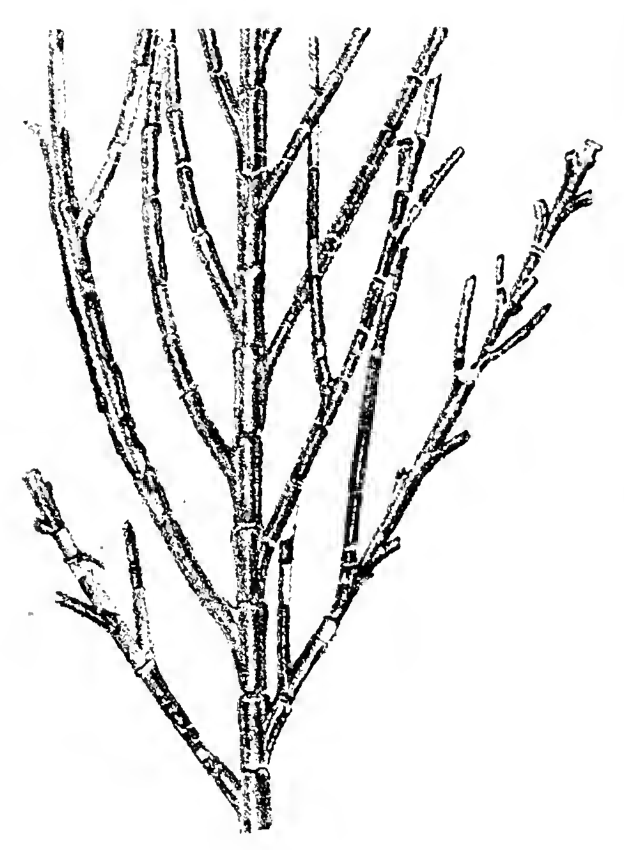


Fig. 195. — *Frenelopsis Hoheneggeri* Ettingshausen (sp.), de l'Urgonien des Carpathes. Rameau avec ramules, grand. nat. (d'après Schenk).

Le genre *Callitris* s'est montré également dans le Tertiaire, particulièrement dans l'Oligocène et le Miocène, sous des formes très voisines du *C. quadrivalvis* actuel du Nord de l'Afrique.

Le genre *Frenelopsis* Schenk comprend des rameaux articulés, à ramules distiques alternants, à feuilles à peine distinctes, probablement verticillées par quatre, soudées sur toute la longueur de chaque article (fig. 195), et marquées de fines ponctuations disposées en files verticales, correspondant aux stomates. Sur deux espèces dont la cuticule a pu être étudiée, *Fren. Hoheneggeri* Ettingshausen (sp.) et *Fren. occidentalis* Heer, ces stomates se sont montrés (1) formés, non pas comme à l'ordinaire de deux cellules, mais de quatre, quelquefois de cinq ou de six cellules, disposées autour d'un centre commun et donnant lieu à une ouverture stomatique en étoile à quatre à six branches (fig. 196).

(1) Zeiller *b*.

Le genre *Frenelopsis* a été observé à divers niveaux du Crétacé, mais répandu surtout dans l'Infracrétacé. On n'en connaît pas encore l'appareil fructificateur.

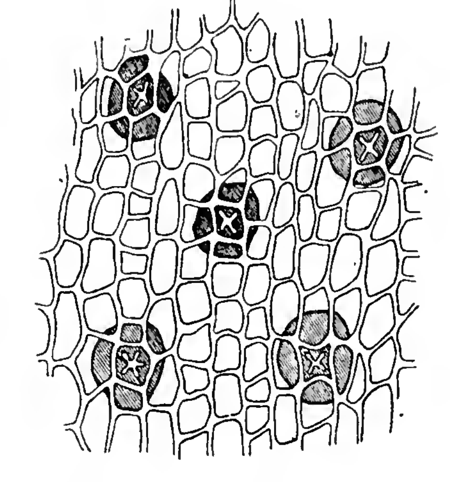


Fig. 196. — *Frenelopsis occidentalis* Heer, de l'Infracrétacé du Portugal. Portion de cuticule, montrant les stomates en étoile ; gross. : 90 diam.

Le genre *Libocedrus* a été reconnu dans le Crétacé moyen et supérieur ainsi que dans le Tertiaire, particulièrement dans l'Oligocène et le Miocène, avec des rameaux nettement caractérisés.

Il faut sans doute en rapprocher le genre *Moriconia* Debey et Ettingshausen, à rameaux et ramules aplatis, à ramification pennée, à feuilles latérales étroitement appliquées, à feuilles faciales tronquées au sommet en arc de cercle (fig. 197).

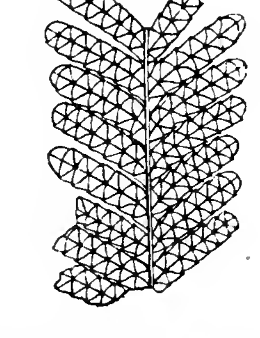


Fig. 197. — *Moriconia cyclotoxon* Debey et Ettingshausen, du Cénomanien des Etats-Unis. Rameau réduit aux 2/3 de grand. nat. (d'après Newberry).

Ce genre a été observé dans le Crétacé moyen ou supérieur de l'Allemagne, du Groënland et des Etats-Unis.

Le genre *Palæocyparis* Saporta comprend des rameaux faiblement comprimés, à ramification pennée plus ou moins régulière, à feuilles squamiformes opposées-décussées, d'ordinaire étroitement appliquées, à sommet aigu faiblement saillant (fig. 198).

Le cône, observé chez une seule espèce, s'est montré composé d'écailles peltées, décussées.

Ce genre, qui se rapproche surtout des *Cupressus* et des *Chamæcyparis*, est représenté par plusieurs espèces, appartenant les unes au Jurassique moyen, les autres, les plus

nombreuses, au Jurassique supérieur, quelques autres à l'Infracrétacé.

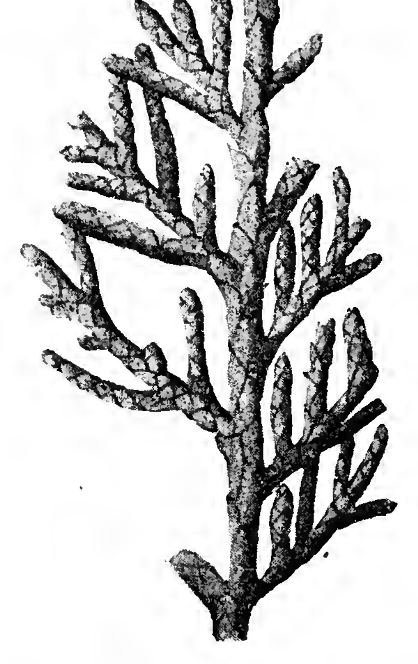


Fig. 198. — *Palæocyparis elegans* Saporta, du Kimméridien. Rameau avec ramules, grand. nat. (d'après Saporta).

Il y a lieu de mentionner enfin les genres vivants *Cupressus*, *Chamæcyparis*, *Biota*, *Thuya*, comme reconnus à différents niveaux du Tertiaire, représentés notamment par des débris bien déterminables dans l'ambre du Samland, et *Juniperus*, observé dans le Crétacé moyen ou supérieur sous des formes appartenant à la section *Sabina* et dans le Tertiaire sous des formes appartenant aux deux sections *Sabina* et *Oxycedrus*.

Abiétinées et formes similaires.

On ne possède que des données fort incomplètes et incertaines sur les premiers représentants des Abiétinées, et l'on ne saurait même préciser la date à laquelle on peut les faire remonter. On a cependant signalé dans le Permien (1), sous les noms génériques de *Pinites* Gœppert ou d'*Abietites* Mantell, des rameaux garnis de feuilles linéaires étalées qui ressemblent en effet à des rameaux d'Abiétinées, et la présence dans le Permien d'Autun d'un bois du type *Cedroxylon* montre qu'il existait à l'époque permienne des Conifères possédant déjà certains caractères propres aujourd'hui aux Abiétinées ; mais en l'absence de tout renseignement sur les organes de fructification, on ne peut affirmer qu'il s'agisse là d'Abiétinées véritables.

Il n'en est plus ainsi à l'époque rhétienne, où leur présence paraît bien établie (2) par des feuilles aciculaires, par

(1) Renault *r* ; Potonié *c*.

(2) Nathorst *a* ; Saporta *c*.

des graines ailées et par un cône, trouvés dans le Rhétien de Scanie, ce cône ressemblant à la fois à un cône de Mélèze et surtout à un cône de Cèdre (genre *Protolarix* Saporta).

Les couches jurassiques, principalement celles du Spitzberg et de la Sibérie, ont offert également (1) de nombreuses feuilles, les unes planes, ressemblant à celles des *Abies*, les autres longuement aciculaires comme celles des Pins ; certaines de ces dernières (*Pinus prodromus* Heer), provenant de l'Oolithe inférieure du Spitzberg, paraissent être fasciculées par cinq et indiquer un véritable *Pinus*. Des rameaux et des cônes imparfaitement conservés, mais d'aspect bien semblable à ceux des Pins, ont été en outre trouvés au Spitzberg dans le Jurassique supérieur (2).

Toutefois ce n'est guère que dans l'Infracrétacé qu'il a été possible, grâce surtout à l'étude des cônes à structure conservée trouvés dans les gisements de phosphates (3), de reconnaître avec certitude la présence de genres vivants, ou du moins de formes infiniment voisines. Le genre *Cedrus* Link s'y montre représenté par des cônes d'attribution incontestable, et paraît avoir été assez largement représenté à cette époque ; mais on n'en retrouve plus ensuite que des traces fort clairsemées, d'une part dans le Tertiaire de la Sibérie, d'autre part dans le Miocène du Vivarais et dans le Pliocène de l'Auvergne (4).

Des cônes extrêmement voisins de ceux du genre *Abies* ont été également reconnus dans l'Infracrétacé, et le genre se suit à partir de là jusqu'au sommet du Tertiaire.

Il en est de même du genre *Picea*, observé dans l'Infracrétacé, puis dans le Crétacé moyen, et retrouvé à différents

(1) HEER *d*.

(2) NATHORST *m*.

(3) FLICHE *c*.

(4) BOULAY *a*, *d*.

niveaux du Tertiaire, ainsi que du genre *Tsuga*, représenté, à ce qu'il semble, dans l'Infracrétacé par des cônes très analogues à ceux des espèces actuelles du genre, et observé en outre dans le Tertiaire du Spitzberg.

Le genre *Larix* n'a été reconnu d'une façon certaine que dans le Miocène et le Pliocène, ainsi que dans quelques dépôts quaternaires.

Quant au genre *Pinus*, il est très largement représenté à l'état fossile depuis l'époque infracrétacée jusqu'à la fin du Tertiaire, tant par des cônes que par des rameaux feuillés et par des aiguilles, groupées toujours par deux, par trois ou par cinq, comme elles le sont aujourd'hui.

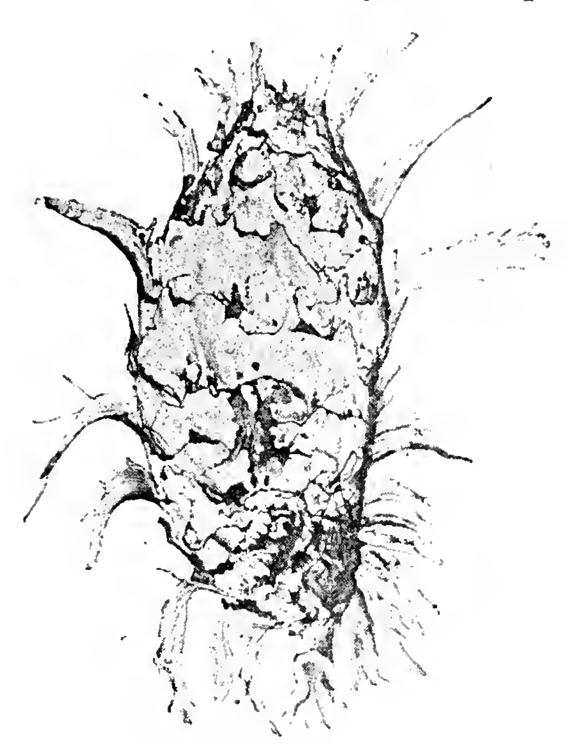


Fig. 199. — *Entomolepis cynarocephala* Saporta, de l'Oligocène inférieur d'Aix-en-Provence. Cône réduit aux 2/3 de grand. nat. (d'après Saporta).

Les principales sections du genre, *Strobus*, *Pinaster*, *Tæda*, se montrent déjà bien reconnaissables dans l'Infracrétacé, mais associées à des formes qui semblent les relier, soit les unes aux autres, soit aux sections *Pseudostrobus* et *Cembra*, moins nettement représentées à ce niveau, ou bien constituer des sections à part, ou même offrir quelques affinités avec les autres genres d'Abiétinées. Ces diverses sections, sauf peut-être celle des *Cembra* dont on n'a retrouvé que peu de traces, se suivent ensuite dans le Crétacé et le Tertiaire, comptant surtout dans l'Eocène et l'Oligocène de très nombreuses formes spécifiques.

Enfin, il faut très probablement rapporter aux Abiétinées le genre *Entomolepis* Saporta, établi sur des cônes de l'Oli-

gocène des environs de Narbonne (1), munis de longs appendices affectant la forme de lames étroites, souvent recourbées et réfléchies en arrière, à bords dentelés, à sommet aigu (fig. 199), qui rappellent par leur aspect les bractées mères de certains *Abies* et surtout celles des *Pseudotsuga;* mais ces appendices paraissent constitués par le prolongement des écailles ovulifères plutôt qu'indépendants de celles-ci, de telle sorte qu'il y aurait simplement ressemblance extérieure, mais non affinité réelle avec l'un ou l'autre de ces genres, et que les analogies seraient plutôt avec certains *Picea*. La place de ce type générique demeure ainsi quelque peu incertaine.

BOIS DE CONIFÈRES FOSSILES

L'étude des bois de Conifères a montré que les caractères généraux de leur structure ne permettaient de caractériser qu'un certain nombre de grands groupes, mais non de reconnaître les divers genres. On a établi en conséquence, pour les bois de Conifères fossiles à structure conservée, impossibles à raccorder avec les rameaux ou les cônes qui leur appartenaient, les coupes principales qui suivent (2).

Araucarioxylon Kraus : bois formé, comme celui des *Araucaria* et des *Dammara*, de trachéides pourvues sur leurs faces radiales de ponctuations aréolées, généralement plurisériées, contiguës, à aréoles hexagonales.

Ce même type se retrouve chez les Cordaïtes, dont le bois, caractérisé en outre par la présence d'un large étui médullaire occupé par des diaphragmes de moelle, est désigné sous le nom de *Cordaixylon* Gr. Eury.

Les bois fossiles de l'époque paléozoïque à structure

(1) Saporta *a*.
(2) Schenk *g*.

d'*Araucarioxylon* qui ne peuvent être reconnus pour des bois de Cordaïtées sont assez généralement désignés sous le nom de *Dadoxylon* Endlicher, celui d'*Araucarioxylon* demeurant réservé (1) pour les bois qui, trouvés dans les formations secondaires ou tertiaires, peuvent être présumés avec plus de vraisemblance appartenir réellement à de véritables Araucariées.

Cedroxylon Kraus : bois formé, comme celui des *Cedrus* et des *Abies*, de trachéides à faces radiales munies de ponctuations aréolées unisériées, et dépourvu d'éléments résinifères, ou du moins à parenchyme résinifère très peu abondant.

Ce type a été observé dès l'époque permienne.

Cupressinoxylon Gœppert : bois formé, comme celui des *Ginkgo*, des Podocarpées, des Taxodinées et des Cupressinées, de trachéides à ponctuations aréolées presque toujours unisériées, pourvu de cellules résinifères abondantes, mais sans canaux résineux.

Ce type a été observé à partir de l'Infracrétacé, et il est à présumer qu'il se rencontrera dans des formations plus anciennes.

Pityoxylon Kraus : bois formé, comme celui des *Pinus*, des *Larix*, des *Picea*, de trachéides à ponctuations aréolées unisériées ou géminées, et pourvu de canaux résinifères.

Ce type de bois, signalé déjà dans le Jurassique, est surtout fréquent dans le Tertiaire. Ce sont des arbres de ce type, probablement du genre *Pinus* ou *Picea*, appartenant à l'époque oligocène, dont la résine, modifiée par la fossilisation, a formé l'ambre jaune de la région de la Baltique.

---

(1) Knowlton *a*.

Taxoxylon Kraus : bois formé, comme celui des *Taxus*, de trachéides spiralées et munies en outre de ponctuations aréolées sur leurs faces radiales.

On a recueilli quelques bois de ce type dans le Tertiaire.

GNÉTACÉES

On ne possède pour ainsi dire aucune donnée certaine sur l'existence des Gnétacées à l'état fossile, bien qu'on leur ait rapporté ou qu'on en ait rapproché un certain nombre de débris végétaux provenant de différents niveaux.

Il a été fait mention plus haut des inflorescences et des graines du Stéphanien et du Permien sur lesquelles M. Renault a établi le genre *Gnetopsis*, rattaché par lui aux Gnétacées, mais dont l'attribution reste quelque peu conjecturale et n'est appuyée par la présence dans les mêmes gisements d'aucun autre organe offrant quelque affinité avec les plantes de cette classe. D'autre part, quelques graines munies d'ailes latérales symétriques, trouvées soit dans le Rhétien de Suède, soit dans le Jurassique de Sibérie (1), et classées comme *Samaropsis*, ont été rapprochées, d'après leurs caractères extérieurs, les unes des graines de *Welwitschia*, les autres des graines d'*Ephedra*, mais sans qu'on puisse conclure des ressemblances constatées qu'il s'agisse vraiment là de graines de Gnétacées.

Certains lambeaux de feuilles du Corallien de la Côte-d'Or, munis de nervures parallèles et de plis longitudinaux irréguliers, décrits par Saporta sous le nom générique de *Changarniera* (2), ont été signalés par lui comme offrant peut-être quelques analogies avec les feuilles de *Welwitschia*, analogies trop peu précises toutefois pour autoriser un rapprochement positif.

(1) Nathorst *b*; Heer *d*.

(2) Saporta *c*.

Enfin quelques fragments de tiges articulées provenant soit du Jurassique, soit principalement du Tertiaire, ont été décrits sous le nom d'*Ephedrites* Gœppert et Berendt, ou rapportés même au genre *Ephedra*, sans que, pour aucun d'eux, l'attribution puisse être regardée comme certaine, sauf peut-être pour quelques ramules de l'Oligocène inférieur de Provence (1), les autres pouvant être des rameaux d'*Equisetum* ou de *Callitris*, et certains d'entre eux ayant même été reconnus pour des Loranthacées.

(1) SAPORTA *k*.

PHANÉROGAMES ANGIOSPERMES

Tandis que les Cryptogames cellulaires, les Cryptogames vasculaires et les Gymnospermes se montrent représentées dans les couches paléozoïques les plus anciennes renfermant des restes de végétaux, ou du moins de végétaux terrestres, les Angiospermes semblent n'avoir apparu que beaucoup plus tard, aucun débris susceptible de leur être rapporté n'ayant jamais été rencontré dans les formations paléozoïques, et les premières preuves certaines de leur existence ne remontant qu'au début de l'époque infracrétacée. On a trouvé, il est vrai, dans le Trias et à différents niveaux du Jurassique des empreintes d'interprétation douteuse, dans lesquelles on a été longtemps porté à voir, soit des Monocotylédones, soit des Dicotylédones prototypiques, et que le Marquis de Saporta avait groupées sous l'appellation caractéristique de *Proangiospermes ;* mais pour la plupart d'entre elles, l'étude ultérieure d'échantillons mieux conservés a établi qu'on avait affaire soit à des Algues, soit à des Fougères, soit à des Cordaïtées ou à des Bennettitées, soit même à des restes animaux ainsi qu'il est arrivé pour les *Palæoxyris* ou *Spirangium*, regardés longtemps comme des fruits à valves tordues en hélice, et reconnus il y a peu d'années pour des œufs de poissons du groupe des Plagiostomes (1). Si toutes ces empreintes n'ont pas encore

(1) Zeiller *i*.

reçu une interprétation définitive, du moins le nombre de celles qui demeurent énigmatiques est aujourd'hui singulièrement réduit, et tout porte à penser qu'elles auront le même sort que les autres, pouvant être attribuées, avec autant de vraisemblance pour le moins, à d'autres embranchements qu'à celui des Angiospermes. Il est, d'ailleurs, à noter que, parmi les échantillons à structure conservée récoltés dans les mêmes couches, il ne s'est jamais trouvé le moindre fragment de bois non plus que de fruit ou de graine d'Angiosperme, et cependant de tels fragments auraient eu chance de parvenir sans trop d'altération jusqu'aux bassins de dépôt. On ne peut sans doute affirmer que les Angiospermes aient été réellement absentes de la flore jusque vers la fin de l'époque jurassique, et peut-être l'avenir nous réserve-t-il à leur égard des découvertes inattendues; il faut reconnaître cependant que l'espoir qu'on pourrait avoir de trouver un jour dans des formations plus anciennes des traces de leur existence diminue nécessairement de plus en plus à mesure qu'augmente la quantité des documents recueillis.

Les restes fossiles qui peuvent être attribués aux Angiospermes sont pour la plupart, ainsi qu'il arrive pour les autres groupes, des organes foliaires plus ou moins complets, des tronçons de tiges, parfois avec leur structure conservée, plus rarement des débris d'inflorescences, fleurs, fruits ou graines; mais ces différents organes étant presque toujours séparés, le classement en est fort difficile et exige une comparaison des plus attentives avec les organes homologues des végétaux vivants. Les caractères tirés de la forme et de la nervation permettent cependant en général, lorsqu'il s'agit de feuilles, de reconnaître sans peine s'il s'agit de Monocotylédones ou de Dicotylédones, bien que l'on ne soit pas à cet égard à l'abri de toute erreur, quelques Dicotylédones offrant des feuilles graminiformes à nervures parallèles, de même que certaines Monocotylédones, certaines

Aroïdées notamment, possèdent des feuilles à nervation complexe sur l'attribution desquelles il serait permis d'hésiter. Dans tous les cas, les formes fossiles se rapprochent assez des formes actuelles pour qu'il ait été presque toujours possible de les rattacher, au moins avec beaucoup de probabilité, à des familles vivantes, et le plus souvent même à des genres encore existants ; les genres éteints semblent relativement peu nombreux et offrent d'ordinaire assez d'analogies avec tels ou tels types génériques vivants pour pouvoir être rangés près d'eux sans qu'il soit besoin de modifier en rien les cadres principaux de la classification, quelque doute qu'on puisse avoir parfois sur la véritable place à leur donner.

Il en est ainsi des Angiospermes fossiles à peu près comme des Cryptogames cellulaires, en ce sens que nous ne trouvons parmi elles aucun type différant d'une façon un peu tranchée de ceux que nous avons aujourd'hui sous les yeux, et leur étude ne nous offre, au point de vue général, comparativement à celle des Cryptogames vasculaires et des Gymnospermes, que des faits d'une importance secondaire. Elle fournit, il est vrai, d'intéressants renseignements sur les rapports des espèces anciennes avec leurs congénères actuelles, sur les variations qu'elles ont subies d'une époque à l'autre, tant dans leur forme que dans leur répartition géographique (1), mais à la condition d'examiner chaque type en détail, ce qu'il n'est pas possible de faire ici.

Je me bornerai donc à un exposé rapide de ce que l'on sait aujourd'hui des représentants fossiles des Angiospermes, en insistant de préférence sur les principaux groupes et sur les faits les mieux établis.

---

(1) Voir notamment SAPORTA *j*, *n* ; SCHENK *g*.

MONOCOTYLÉDONES

Ainsi que je l'ai dit plus haut, on avait primitivement classé parmi les Monocotylédones une série de types de feuilles à contour linéaire ou linéaire-lancéolé, à nervures parallèles, trouvées les unes dans les terrains paléozoïques comme les Cordaïtes, les autres dans les formations secondaires comme les *Yuccites* et les *Eolirion*, qu'on est porté aujourd'hui à rapprocher des Cordaïtées ; les *Williamsonia* avaient été, d'autre part, comparés à des inflorescences de Pandanées, de même que les *Goniolina* du Jurassique, dont l'attribution aux Siphonées verticillées ne semble plus laisser place au doute. Mais il reste encore quelques types problématiques qu'il peut être utile de mentionner, bien que leur attribution aux Monocotylédones compte de moins en moins de partisans : tel est d'abord le genre *Æthophyllum* Brongniart, du Grès bigarré, établi sur des tiges rameuses, munies de rameaux terminés par de longs épis, et paraissant avoir porté des feuilles linéaires verticillées, dans lequel on avait pensé voir une Typhacée, mais que Schenk (1) regarde comme pouvant fort bien n'être autre chose qu'une Equisétinée génériquement identique aux *Schizoneura ;* tel est également le genre *Echinostachys* Brongniart, du même niveau, établi sur des épis ovoïdes allongés, de constitution indiscernable, et qui peuvent être soit des épis sporangifères, soit, plus vraisemblablement, des inflorescences mâles de Gymnospermes. Tel est encore le genre *Caulomorpha* Saporta, créé pour des rhizomes trouvés dans le Jurassique (2) qui ne laissent pas de rappeler ceux de certaines Monocotylédones, Graminées ou Naïadées, mais qui peuvent tout

(1) Schenk *g*.

(2) Saporta *c*.

aussi bien appartenir à des Cryptogames vasculaires. Il en est de même des empreintes du Rhétien de Scanie décrites par M. Nathorst sous le nom générique de *Dasyphyllum* (1), et qui présentent quelque analogie avec des rhizomes de Zostéracées, mais dont la conservation imparfaite autorise toutes les conjectures, si bien qu'on pourrait également voir en elles des rameaux fortement altérés de Conifères, ou peut-être d'Equisétinées. Enfin, on a trouvé parfois, à divers niveaux, depuis le Trias jusqu'au sommet du Jurassique, des lambeaux de feuilles linéaires, munis de nervures longitudinales parallèles et, à ce qu'il semble, de nervilles transversales, décrits par Heer (2) sous le nom générique de *Clathrophyllum*, par d'autres auteurs sous celui de *Poacites*, et dont l'attribution demeure des plus incertaines, une partie au moins d'entre eux pouvant, comme les *Yuccites*, être rapprochés des Cordaïtées, les nervilles transversales qu'ils semblent présenter provenant peut-être de l'existence dans le parenchyme de lacunes semblables à celles que l'on a constatées chez les feuilles des Cordaïtes.

On ne peut évidemment tirer de semblables débris aucune indication positive et il est des plus douteux qu'il s'agisse réellement là de Monocotylédones, les échantillons à structure conservée trouvés aux mêmes niveaux appartenant exclusivement soit à des Gymnospermes, soit à des Cryptogames vasculaires ou cellulaires ; mais la date première de l'apparition des Monocotylédones n'en reste pas moins, tant qu'on ne sera pas définitivement fixé sur l'attribution de ces quelques types, enveloppée d'une certaine obscurité. Du moins leur présence dans l'Infracrétacé semble-t-elle hors de discussion, certaines feuilles du Valanginien du Portugal décrites par Saporta (3) comme *Alismacites* (voir la fig. 202 ci-après) ne pouvant donner lieu à une hésitation.

(1) Nathorst *b*.
(2) Heer *b*.
(3) Saporta *p*.

Les restes fossiles de Monocotylédones sont, en général, assez rares, la plupart des plantes de cette classe étant des plantes herbacées, dont les débris avaient peu de chances d'être entraînés dans les bassins de dépôt, et leurs feuilles souvent succulentes se décomposant assez rapidement. On a pu cependant reconnaître des représentants d'un nombre important de familles, bien que l'attribution générique, fondée sur la forme et la nervation des feuilles, et sur la comparaison avec les types vivants, n'offre pas toujours une complète certitude, des feuilles presque semblables se retrouvant parfois chez des genres appartenant à des familles différentes.

Gramininées.

On rapporte aux Graminées un grand nombre de feuilles ou de fragments de feuilles trouvées, les unes dans le Crétacé supérieur, la plupart dans le Tertiaire, et parmi lesquelles on a pu reconnaître, à raison surtout de leur association avec des tiges ou des rhizomes suffisamment bien conservés, des genres encore vivants, tels notamment que *Phragmites, Arundo* et *Bambusa;* ce dernier genre, en particulier, a été rencontré dans le Pliocène du Centre et du Sud-Est de la France, notamment dans les cinérites du Cantal, représenté par des formes spécifiques très voisines, à ce qu'il semble, de certaines espèces de la flore actuelle de la Chine et du Japon.

Les Cypéracées se montrent de même dans le Tertiaire, avec des feuilles classées tantôt comme *Cyperus*, tantôt comme *Cyperites*, mais dont l'attribution ne laisse pas quelquefois d'être un peu discutable, et avec des utricules fructifères reconnaissables pour des utricules de *Carex*, attestant l'existence de ce genre dès la fin de l'époque éocène.

Peut-être faut-il, en outre, rapprocher des Cypéracées un genre éteint, le genre *Rhizocaulon* Saporta (1), qui paraît avoir joué un rôle assez important dans la flore palustre de l'époque oligocène, et auquel Saporta rapporte également diverses empreintes provenant, soit du Crétacé supérieur de Fuveau, soit de l'Infracrétacé ou même du Jurassique tout à fait supérieur du Portugal.

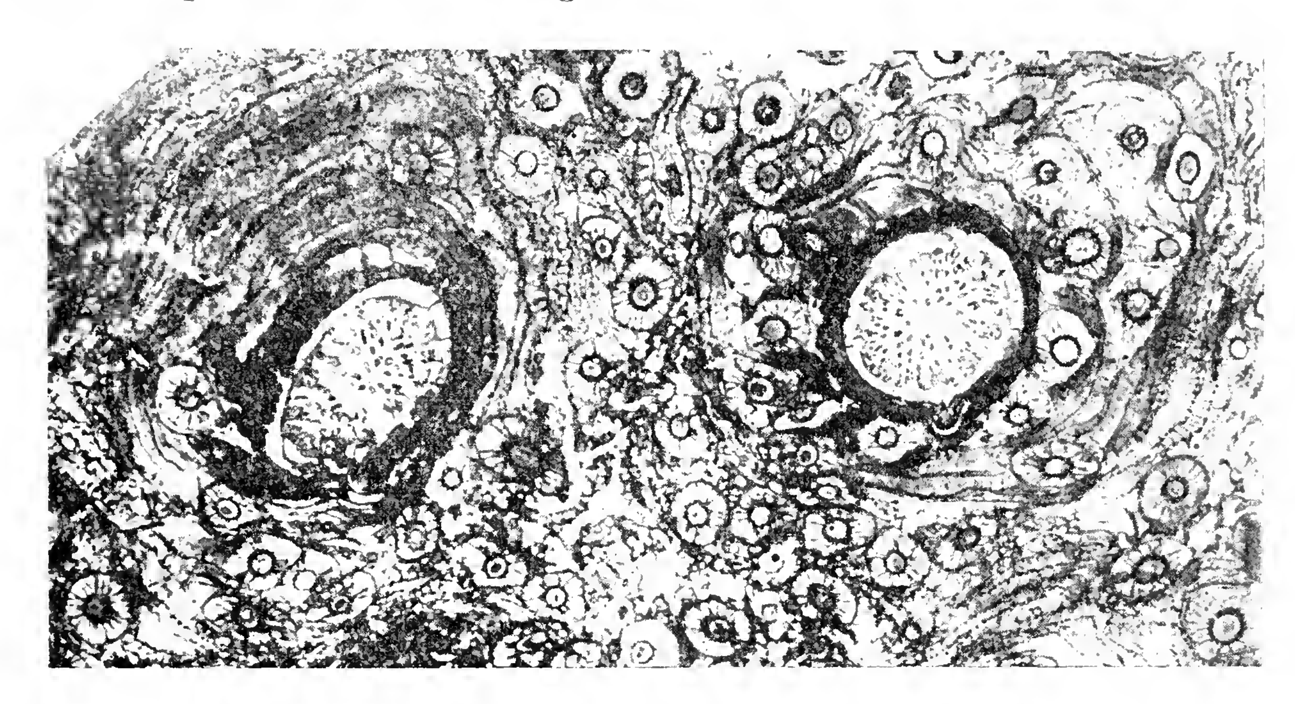


Fig. 200. — *Rhizocaulon Brongniarti* Saporta, de l'Oligocène inférieur de Provence. Coupe transversale de deux tiges, entourées de feuilles et de racines, grossie deux fois.

Les *Rhizocaulon*, dont on trouve de nombreux échantillons silicifiés dans l'Oligocène de Provence, avaient des tiges dressées, croissant en touffes serrées au bord des eaux, et munies de feuilles rubanées, obtusément aiguës au sommet, plus ou moins engainantes à la base, à limbe pourvu de nombreuses lacunes longitudinales et perforé par places par les racines adventives qui naissaient en grand nombre sur les tiges. Ces racines présentent dans leur écorce externe une large zone lacuneuse, à lacunes allongées dans le sens longitudinal, séparées par des cloisons radiales (fig. 200).

M. Schumann, par une comparaison de la structure de ces organes avec ceux de diverses Cypéracées, du *Cladium*

(1) Saporta *a*, *o*; Schumann *a*.

Mariscus notamment, a été amené à regarder les *Rhizocaulon* comme des Cypéracées. Saporta, leur attribuant, non sans raison, des inflorescences affectant la forme d'épis composés, constituées par des épillets ovoïdes aplatis (fig. 201), qui leur sont associées dans la plupart des gisements et qui ressemblent à celles de certaines Restiacées, s'appuyant d'autre part sur les ressemblances de leurs feuilles avec celles de diverses Eriocaulées, rapprochait les *Rhizocaulon* à la fois des Eriocaulées et des Restiacées, plutôt que des Cypéracées. Mais en l'absence de renseignements sur la constitution de ces épillets, sur la structure des organes floraux qu'ils renfermaient entre leurs bractées, il est évidemment impossible de se prononcer avec certitude sur les affinités de ce type, qui paraît avoir disparu vers la fin de l'époque oligocène ou au commencement de l'époque miocène.

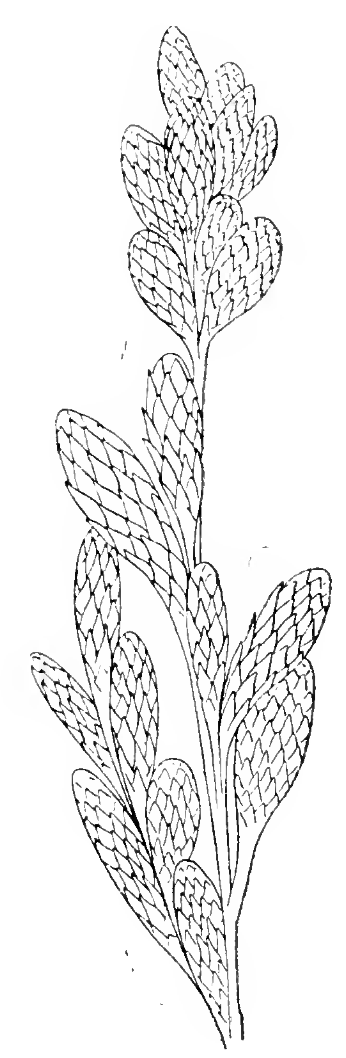


Fig. 201. — *Rhizocaulon polystachyum* Saporta, de l'Oligocène inférieur de Provence. Inflorescence, grand. nat. (d'après Saporta).

Il est difficile également de préciser la place à donner au genre *Podostachys* Marion, établi sur des inflorescences à épillets solitaires uniflores ou pauciflores, trouvées dans l'Oligocène du Velay ainsi que de la Provence, et qui semble pouvoir appartenir aux Centrolépidées, sans qu'on puisse cependant rien affirmer quant à cette attribution, faute de renseignements sur la structure des fleurs.

Les Naïadacées sont principalement représentées par des rhizomes de Zostéracées, ordinairement désignés sous le nom générique de *Caulinites* Brongniart, trouvés soit dans le Crétacé supérieur, soit à divers niveaux du Tertiaire,

notamment dans l'Eocène parisien, ces derniers très voisins de ceux du genre *Cymodocea*, auquel il serait fort possible qu'ils dussent être rapportés (1).

On a rencontré également dans le Tertiaire des fruits de *Najas* et des feuilles de *Potamogeton*.

Les Aroïdées fossiles comprennent, d'une part, des feuilles de *Pistia*, trouvées les unes dans le Crétacé supérieur des Bouches-du-Rhône, les autres dans le Tertiaire des Etats-Unis, d'autre part des inflorescences d'*Acorus* provenant du Tertiaire.

On connaît également, de différents niveaux du Tertiaire, des restes bien reconnaissables de Typhacées, à savoir des rhizomes et des feuilles de *Typha*, ainsi que des feuilles et des inflorescences de *Sparganium*.

On a rapporté aux Pandanées, en les classant dans le genre *Pandanus*, un certain nombre de feuilles à bords dentés, provenant les unes du Crétacé supérieur, les autres du Tertiaire, et dont quelques-unes tout au moins semblent en effet devoir appartenir réellement à ce genre.

Enfin, peut-être faut-il rapporter aux Cyclanthacées certaines feuilles de l'Éocène de Sézanne, classées par Saporta sous le nom générique de *Ludoviopsis* et rapprochées par lui des *Carludovica* et des *Ludovia*.

Joncinées.

Dans l'ordre des Joncinées, la famille des Eriocaulées, dont Saporta rapprochait à certains égards les *Rhizocaulon*, serait représentée, suivant Lesquereux, dans le Tertiaire des

(1) Bureau *a*.

États-Unis par des rosettes de feuilles appartenant au genre *Eriocaulon*, mais dont la détermination n'est pas absolument hors de doute.

On peut faire les mêmes réserves à l'égard de l'attribution aux Juncaginées des quelques débris fossiles qui leur ont été rapportés par Heer, à savoir des fruits du Crétacé supérieur du Groënland, et une inflorescence du Miocène de Suisse, classée par lui sous le nom générique de *Laharpia* et rapprochée du genre *Scheuchzeria*, avec lequel elle a en effet quelque analogie, mais sans qu'on puisse en conclure à une affinité positive.

On possède des données plus certaines sur la famille des Palmiers, dont l'existence à l'état fossile est attestée par de nombreuses empreintes de feuilles aisément reconnaissables, les unes palmées, les autres pennées, ainsi que par des fruits et des fragments de tiges à structure souvent conservée.

Les représentants les plus anciens de cette famille actuellement connus sont précisément des fruits, trouvés dans le Cénomanien inférieur de l'Argonne, et dont M. Fliche a pu étudier la constitution anatomique (1) : ce sont des noyaux de Cocoïnées, de forme globuleuse, à coque percée de trois perforations par l'une desquelles l'embryon fait saillie à l'extérieur ; ces fruits, très voisins pour le moins de ceux des *Cocos*, ont été décrits sous le nom générique de *Cocoopsis*, tandis que d'autres, désignés par l'auteur sous le nom d'*Astrocaryopsis*, paraissent se rapprocher de ceux des *Astrocaryum*.

Quant aux empreintes de feuilles, trouvées en nombre assez restreint dans le Crétacé supérieur, mais beaucoup plus abondantes dans le Tertiaire, surtout dans l'Eocène et

(1) Fliche *c*.

l'Oligocène, les unes ont été groupées sous des noms génériques provisoires, tels que *Flabellaria* Sternberg comprenant les feuilles en éventail, *Phœnicites* Brongniart comprenant les feuilles pennées du type des Dattiers, *Hemiphœnicites* Visiani comprenant les feuilles pennées à rachis principal relativement réduit, à folioles plus ou moins soudées les unes aux autres, intermédiaires en quelque sorte entre le type palmé et le type penné ; les autres ont pu être rangées dans des genres encore vivants ou rapprochées au moins de tels ou tels de ce genre.

C'est ainsi que, parmi les Palmiers à feuilles flabellées, on a reconnu dans le Tertiaire des feuilles de *Sabal*, bien caractérisées par leur rachis prolongé, au moins à la face inférieure de la feuille, en une longue pointe triangulaire sur les bords de laquelle s'insèrent les folioles. On a rencontré avec ces feuilles, notamment dans l'Oligocène de Provence, des ramules flexueux, munis sur leurs bords de petites cicatrices, regardés primitivement comme appartenant au genre australien *Leptomeria* de la famille des Santalacées, et dans lesquels Saporta, qui en a groupé les diverses formes spécifiques sous le nom générique de *Palæorachis*, a reconnu des fragments d'inflorescences de Palmiers (1), ressemblant de tout point à des ramules fructifères de *Sabal* dépouillés de leurs fruits. D'autres feuilles palmées du Tertiaire, du type *Flabellaria*, à pétiole brusquement terminé en angle droit ou obtus, paraissent devoir être rapportées aux genres *Chamærops* ou *Trachycarpus*. D'autres encore, de l'Eocène d'Italie, ont été rapprochées du genre *Latania*.

Certaines feuilles pennées de l'Eocène de Velay ainsi que de l'Oligocène des Basses-Alpes ont pu être reconnues pour appartenir positivement au genre *Phœnix*, celles du gisement du Puy-en-Velay notamment ayant été trou-

(1) Saporta *l.*

vées associées à un régime semblable à ceux des Dattiers.

D'autres, à folioles planes, provenant les unes de l'Eocène du Véronais, les autres de l'Oligocène de Ligurie, ont pu être rapprochées, soit des *Areca*, soit des *Kentia*, et classées sous les noms d'*Arecites* ou de *Kentites* (1).

Ces mêmes gisements de Ligurie ont fourni également des feuilles assimilables, les unes au genre *Calamus*, les autres au genre *Cocos*, ainsi que des formes nouvelles, à folioles armées d'épines, paraissant appartenir aux Bactridées, et sur lesquelles M. Squinabol a établi les genres *Isselia* et *Perrandoa*, dont il ne paraît pas utile d'indiquer ici les caractères distinctifs.

Enfin certaines feuilles pennées du Tertiaire ont été rapprochées des *Calamus*, sous le nom générique de *Calamopsis* Heer.

Quant aux feuilles à folioles plus ou moins soudées, appartenant au type *Hemiphœnicites*, rencontrées, les unes dans le Crétacé supérieur de l'Autriche ainsi que du Sud de la France, les autres dans le Tertiaire de Suisse ou d'Italie, un certain nombre d'entre elles, du moins parmi ces dernières, ont pu être rapportées aux genres *Geonoma* ou *Manicaria*, ou tout au moins en être rapprochées, à raison de leur ressemblance avec des formes vivantes de l'un ou de l'autre.

Outre les fruits de Cocoïnées du Crétacé de l'Argonne mentionnés plus haut, on a rencontré un certain nombre de fruits fossiles de Palmiers, principalement dans le Tertiaire, et notamment des fruits ovoïdes tricarénés, souvent enveloppés d'une bourre fibreuse, et offrant tous les caractères de ceux des *Nipa* : ces fruits, désignés sous le nom générique de *Nipadites* Bowerbank, se sont montrés particulièrement abondants dans les couches éocènes de Belgique et d'Angleterre; il en a été observé également dans le Crétacé supérieur de Fuveau.

(1) Squinabol *a*; Bureau *d*.

Un certain nombre d'empreintes de tiges de Palmiers, reconnaissables aux cicatrices laissées par les insertions des pétioles et ressemblant les unes à des tiges de Cocoïnées, d'autres à des tiges de *Phœnix*, ont été de même trouvées à divers niveaux du Tertiaire ; elles sont classées sous le nom de *Palmacites* Brongniart.

Enfin des fragments de tiges à structure conservée ont été rencontrés fréquemment, quelques-uns dans le Crétacé supérieur, le plus grand nombre dans le Tertiaire d'Europe ou d'Amérique ; on les désigne sous le nom générique de *Palmoxylon* Schenk, et l'on peut distinguer parmi eux deux types principaux, l'un à faisceaux sclérenchymateux de petit diamètre disséminés dans le tissu fondamental, en dehors des larges faisceaux de même tissu accolés aux faisceaux libéroligneux, et l'autre à tissu fondamental dépourvu de ces petits faisceaux scléreux ; mais il n'y a pas lieu d'entrer à leur égard dans d'autres détails.

Au point de vue de la répartition, les Palmiers se sont comportés comme la plupart des types de régions chaudes, fréquents dans nos dépôts tertiaires jusque vers l'époque miocène, puis diminuant peu à peu et ne se montrant déjà plus dans le Pliocène que fort clairsemés et réduits à un très petit nombre de types.

Les Joncacées ont été également reconnues à l'état fossile avec certitude, mais représentées seulement par trois ou quatre formes spécifiques appartenant au genre *Juncus*, trouvées dans le Tertiaire moyen de la Suisse ou de la Bohême.

Liliinées.

Il faut vraisemblablement rapporter aux Alismacées l'une des empreintes les plus anciennes ou, pour mieux dire, la plus ancienne qui puisse être classée avec certitude comme

Monocotylédone, consistant en une feuille ovale allongée, plurinerviée, provenant du Valanginien du Portugal, et que Saporta a décrite (1) sous le nom d'*Alismacites primævus* (fig. 202), non sans faire remarquer cependant l'existence de formes analogues chez les Potamées.

M. Lester Ward a rapporté, de son côté, au genre *Sagittaria* une feuille provenant de l'Infracrétacé des Etats-Unis (2), mais qui pourrait peut-être appartenir plutôt au genre *Smilax*. En outre, M. Velenovsky (3) a rapproché du genre *Butomus*, sous la dénomination générique de *Butomites*, des fragments de rhizomes, de feuilles et d'organes floraux du Cénomanien de la Bohême.

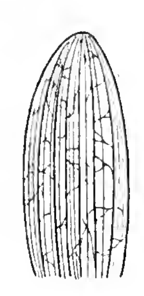


Fig. 202. — *Alismacites primævus* Saporta, de l'Infracrétacé du Portugal. Feuille, de grand. nat. (d'après Saporta).

Divers autres débris fossiles provenant du Tertiaire ont été également rangés parmi les Alismacées et classés dans les genres *Alisma*, *Sagittaria* et *Butomus*, bien que pour plusieurs d'entre eux la détermination ne soit pas absolument hors de doute.

Les Pontédériacées sont représentées à l'état fossile par des feuilles de l'Eocène moyen, trouvées autour de Paris, et qui, attribuées d'abord au genre *Potamogeton*, ensuite au genre *Ottelia* de la famille des Hydrocharidées, ont été récemment reconnues par M. Bureau comme appartenant au genre *Monochoria* (4).

On a rapporté aux Liliacées un assez grand nombre de feuilles, dont la plupart ont pu être déterminées génériquement avec certitude : ce sont principalement des feuilles de

(1) Saporta *p*.
(2) L. Ward *c*.
(3) Velenovsky *d*.
(4) Bureau *c*.

Dracæna et des feuilles de *Smilax*, trouvées tant dans le Crétacé supérieur que dans le Tertiaire, celles du Crétacé supérieur étant d'ailleurs d'attribution un peu moins sûre.

Je mentionnerai en outre des tiges, trouvées dans le Tertiaire et notamment dans l'Eocène moyen de Paris, qui ont été rapportées au genre *Yucca* (1), mais sans qu'on puisse affirmer qu'elles ne soient pas susceptibles d'une autre détermination.

Iridinées.

Quelques feuilles du Crétacé et du Tertiaire ont été attribuées avec assez de vraisemblance aux Dioscoréacées et classées, soit comme *Dioscorea*, soit sous le nom de *Dioscorites* Saporta.

Des Iridées ont été de même signalées dans le Tertiaire de différentes régions, les unes quelque peu douteuses, d'autres, mieux caractérisées, provenant du Miocène d'Œningen, représentées à la fois par des feuilles et par des rhizomes, et qui ont pu être classées avec certitude dans le genre *Iris*.

La famille des Broméliacées paraît également représentée dans le Tertiaire par des feuilles à marge épineuse, trouvées dans le Miocène de Suisse et rapportées par Heer au genre *Bromelia*.

Des feuilles bien semblables à celles de divers genres de la famille des Scitaminées ont été rencontrées à divers niveaux du Tertiaire, tant en Europe qu'aux Etats-Unis ou en Nouvelle-Zélande ; le plus grand nombre paraissent appartenir aux Musacées et ont été classées sous le nom générique de *Musophyllum* Gœppert ; quelques-unes, rap-

(1) Bureau *b*.

portées aux Zingibéracées, ont été décrites comme *Zingiberites* Heer ; d'autres enfin semblent devoir être rangées parmi les Cannées et ont été rapprochées soit du genre *Canna* sous le nom de *Cannophyllites* Brongniart, soit du genre *Thalia* sous le nom de *Palæothalia* Squinabol.

Des bulbes garnis de feuilles susceptibles d'être attribués aux Orchidées ont été signalés par Massalongo dans l'Eocène du Véronais sous le nom de *Protorchis ;* mais ce sont là les seuls indices qu'on possède de l'existence de cette famille à l'état fossile, et encore ne sont-ils pas absolument sûrs.

Enfin, quelques genres de la famille des Hydrocharidées ont été reconnus dans le Tertiaire avec une certitude à peu près complète, à savoir le genre *Vallisneria* représenté (1) dans l'Oligocène inférieur de Provence par des feuilles peut-être un peu discutables, et dans celui du Gard par des fleurs d'attribution plus sûre, le genre *Hydrocharis* dans le Miocène de Suisse et d'Allemagne, et le genre *Stratiotes*, représenté dans l'Oligocène par des graines trouvées en abondance dans divers gisements, mais demeurées longtemps énigmatiques (*Folliculites kaltennordheimensis* Zenker) ; Heer a observé également des fleurs de ce genre dans le Miocène de Suisse, et M. Staub en a recueilli des feuilles dans le Tertiaire supérieur de Transylvanie ; enfin des graines de l'espèce actuelle, *Str. aloides*, ont été rencontrées en quantités innombrables dans certains dépôts interglaciaires du Nord de l'Allemagne (2).

DICOTYLÉDONES

Les gisements renfermant des végétaux fossiles étant extrêmement rares dans l'Infracrétacé, on est resté longtemps

(1) Saporta *a* ; Laurent *a*.

(2) Staub *b* ; Keilhack *a*.

sans connaître aucune Dicotylédone antérieure au Cénomanien : la première qui ait été signalée a été une feuille de Peuplier, reconnue par Heer il y a environ vingt-cinq ans parmi des empreintes de l'Urgonien de Kome au Groënland ; mais aucune autre feuille de Dicotylédone n'ayant été rencontrée dans les mêmes couches, on avait pu se demander s'il n'y avait pas eu confusion et si cet échantillon ne venait pas d'un autre niveau, plus élevé. Les doutes qu'on avait pu conserver sur la présence de Dicotylédones dans la flore infracrétacée n'ont été levés qu'en 1888, par la découverte qu'a faite M. Fontaine de nombreuses empreintes de plantes de cette classe dans les couches du Potomac, aux Etats-Unis, dont les différentes subdivisions paraissent s'échelonner depuis le Valanginien ou la base du Néocomien jusqu'à l'Albien. Presque en même temps, Saporta reconnaissait également des Dicotylédones dans l'Infracrétacé du Portugal, à des niveaux à peu près identiques à ceux des Etats-Unis ; mais tandis qu'en Amérique ces couches infracrétacées reposaient en discordance sur des couches beaucoup plus anciennes et qu'on pouvait imaginer que les Dicotylédones étaient depuis plus ou moins longtemps établies dans la région et se seraient peut-être montrées encore plus bas si la série eût été continue, en Portugal les couches à plantes de l'Infracrétacé succédaient à des couches jurassiques supérieures renfermant également des végétaux fossiles et dans lesquelles, même dans les plus élevées, on n'a pas trouvé la moindre trace de Dicotylédones, la flore qu'elles renferment étant exclusivement composée de Cryptogames vasculaires et de Gymnospermes, avec quelques indices de Monocotylédones, mais ceux-ci des plus douteux, ainsi qu'il a été dit plus haut.

Ces premières Dicotylédones, d'attribution générique assez incertaine, et que Saporta a classées simplement comme *Dicotylophyllum*, tout en signalant leurs analogies avec des feuilles de *Cercis* pour les unes, avec des feuilles de *Populus*

pour les autres, se montrent d'abord fort clairsemées ; mais on les voit, à mesure qu'on s'élève, devenir bientôt de plus en plus nombreuses et de plus en plus variées, comme si l'on assistait à l'éclosion du groupe et à son expansion graduelle. La même marche ascendante a d'ailleurs été constatée en Amérique dans les couches du Potomac, où les Dicotylédones deviennent, d'un niveau à l'autre, de plus en plus abondantes. Frappés de cette soudaineté d'apparition, de cette rapidité de développement, Saporta et après lui M. Lester Ward s'étaient demandé (1) si les Dicotylédones n'avaient pas des racines beaucoup plus anciennes, et s'il ne fallait pas en voir les premiers représentants dans certaines feuilles orbiculaires ou réniformes de l'Infralias et du Lias, à limbe entier ou crénelé, palmatinervié, à nervures anastomosées en un réseau complexe, connues sous le nom générique de *Protorhipis* Andræ et considérées par la plupart des auteurs comme des frondes de Fougères analogues aux frondes stériles des *Drynaria* ou des *Platycerium*. Mais la découverte, dans le Lias de Bornholm comme de Steierdorf (2), d'échantillons fructifiés démontrant la légitimité de l'attribution des *Protorhipis* aux Fougères et établissant leurs affinités avec certaines Polypodiées, avec les *Dipteris* en particulier, est venue infirmer définitivement cette hypothèse, de telle sorte que les Dicotylédones de l'Infracrétacé demeurent bien positivement les plus anciens représentants fossiles de cette classe; et le fait qu'en Portugal on n'observe aucune trace de leur présence dans les couches jurassiques les plus élevées, dans la région même où s'en montrent, un peu plus haut, des débris nettement reconnaissables, ne permet guère de penser qu'on vienne plus tard à rencontrer sur d'autres points des Dicotylédones dans des formations plus anciennes.

---

(1) Saporta *p* ; L. Ward *d*.

(2) Bartholin *a* ; Zeiller *u*.

Les restes de Dicotylédones enfouis dans les couches de l'écorce terrestre sont le plus généralement des feuilles, quelquefois des fragments de bois, plus rarement des inflorescences, des fleurs détachées, des fruits ou des graines. Même dans ces derniers cas, la détermination n'en est pas toujours aisée, la conservation étant fréquemment imparfaite, et la forme générale de l'organe demeurant souvent seule discernable sans qu'on puisse reconnaître les caractères essentiels ; on a cependant trouvé quelquefois des fleurs ou des fruits assez bien conservés pour qu'on ait pu les étudier en détail, principalement dans l'ambre du Nord de l'Allemagne, ou même, exceptionnellement, à l'état d'empreintes. Mais d'ordinaire on n'a affaire qu'à des empreintes de feuilles, et l'on se fera une idée de la difficulté de la détermination de semblables restes si l'on songe à celle qu'éprouverait un botaniste, même connaissant bien l'ensemble de la flore vivante, à reconnaître, fût-ce seulement à titre générique, des feuilles isolées ; les caractères anatomiques, structure des faisceaux libéroligneux, du parenchyme ou de l'épiderme, lui fourniraient, il est vrai, de précieux éléments d'investigation, mais c'est là une ressource à laquelle on ne peut généralement pas recourir avec des empreintes. Le seul moyen dont on dispose est une comparaison attentive avec les feuilles vivantes, en s'attachant aussi bien aux moindres détails qu'aux caractères généraux de la forme et de la nervation. On peut sans doute restreindre quelque peu les recherches en s'attachant de préférence, parmi les végétaux vivants, aux formes arborescentes, les feuilles des plantes herbacées, si ce n'est celles qui croissent au voisinage des eaux, n'ayant guère pu parvenir jusqu'aux bassins de dépôt ; mais encore ne faut-il pas exclure absolument les végétaux herbacés, surtout si l'on a affaire à des tufs, par exemple, ayant empâté sur place les plantes de toute nature qui croissaient aux alentours des sources incrustantes.

L'une des difficultés principales est que le même type, aussi bien comme nervation que comme forme du limbe, se retrouve parfois dans des familles bien différentes, et qu'on peut alors hésiter entre des groupes singulièrement éloignés; cependant l'identité n'est presque jamais absolue, et la saillie plus ou moins prononcée des nervures, l'épaisseur relative du limbe pourront souvent, en pareil cas, fournir des éléments utiles de détermination. Inversement, la forme et la nervation sont quelquefois susceptibles, chez une même espèce, de variations considérables, suivant l'âge, suivant les conditions dans lesquelles se trouve la plante, telle espèce à feuilles habituellement entières, à nervures secondaires normalement arquées et anastomosées à leurs extrémités, pouvant, par exemple, offrir, à l'occasion, des feuilles dentées, avec des nervures aboutissant au sommet des dents, comme c'est le cas, notamment, pour le Noyer commun (1); il est donc nécessaire de tenir compte de la possibilité de semblables variations. Enfin il est clair que si l'on a affaire à des types éteints, on pourra ne trouver, parmi les végétaux vivants, que des analogies sans ressemblance formelle, et l'attribution demeurera forcément indécise, rien n'autorisant à conclure, de simples analogies de forme et de nervation, à une affinité systématique, sur laquelle l'étude des organes floraux permettrait seule de se prononcer; tel est le cas pour quelques types, heureusement peu nombreux, dont on n'a pu encore déterminer la véritable place.

Malgré toutes ces difficultés on est parvenu, en général, à force de recherches, et en rectifiant successivement les attributions trop hâtives, à classer avec une assez grande certitude la plupart des feuilles fossiles de Dicotylédones, tout au moins de celles qui étaient assez bien conservées et dont la nervation était suffisamment nette. Le mérite en

(1) Fliche *b*.

revient principalement aux travaux d'Unger, de C. von Ettingshausen, de Heer, de Lesquereux, de Saporta, de Schenk, et dans bien des cas la découverte ultérieure de fruits ou de graines est venue confirmer la détermination établie sur les organes foliaires. Ces déterminations n'en exigent pas moins une attention et une circonspection extrêmes, ainsi que l'a montré Schenk (1), qui a procédé à une revision détaillée des travaux relatifs aux Dicotylédones fossiles, et a fait justice avec un admirable esprit critique de quantité d'attributions erronées, les unes fondées sur des débris trop incomplets, les autres procédant d'idées préconçues ou résultant de comparaisons insuffisantes; peut-être est-il allé parfois un peu loin dans cette voie et a-t-il dans quelques cas accordé trop peu de confiance à certaines déterminations suffisamment justifiées; mais la partie du *Traité de paléophytologie* consacrée par lui aux Dicotylédones fossiles constituera toujours un guide indispensable à consulter pour tous ceux qui voudront aborder cette partie de la paléobotanique. Les études de C. von Ettingshausen sur la forme et la nervation des feuilles vivantes, dont il a donné des reproductions autotypiques d'une rare perfection (2), peuvent en outre faciliter beaucoup les recherches, bien qu'il faille toujours, en fin de compte, en venir à une comparaison directe avec les échantillons d'herbiers.

Le nombre des types principaux que peuvent présenter les feuilles, tant comme forme que comme nervation, est d'ailleurs assez réduit. Il y a d'abord à distinguer, d'une part les feuilles composées, les unes pédalées ou palmées, les autres pennées, d'autre part les feuilles simples. Parmi ces dernières, outre les petites feuilles à limbe étroit, munies d'une seule nervure visible, rarement rencontrées à l'état fossile, on peut mentionner notamment : les feuilles peltées,

---

(1) SCHENK *g*.

(2) ETTINGSHAUSEN *a*, *b*.

à limbe entier ou lobé, à nervation rayonnante ; les feuilles palmatifides, à nervation palmée, chez lesquelles l'origine commune des nervures peut se trouver placée soit au bord même du limbe, à l'extrémité du pétiole, soit au delà du sommet du pétiole, en dedans du limbe, comme si celui-ci était décurrent sur le pétiole, ainsi que cela a lieu souvent

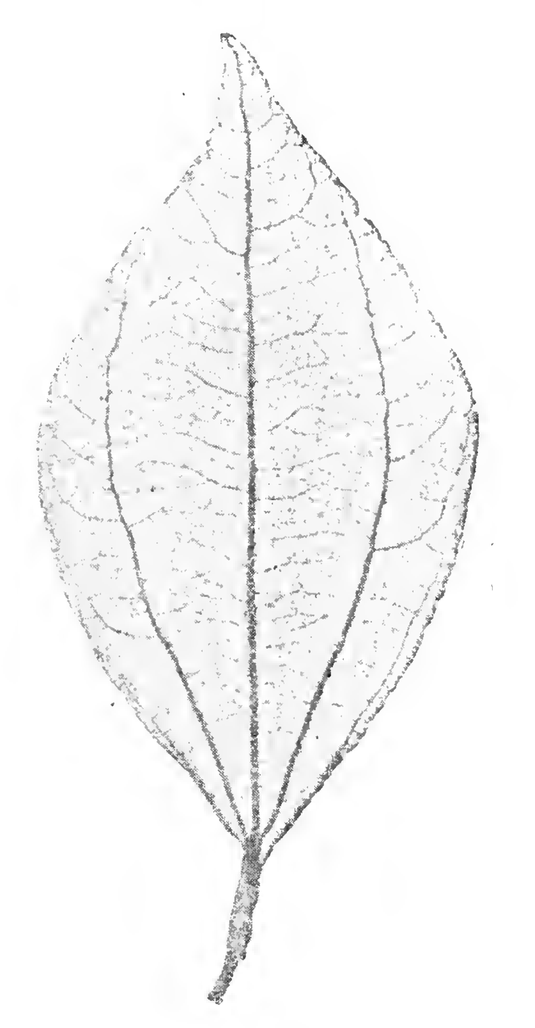


Fig. 203. — Type de nervation acrodrome : feuille de *Cinnamomum glabrum*, de grandeur naturelle (d'après Ettingshausen).

Fig. 204. — Type de nervation camptodrome : feuille de *Ficus lutescens*, de grandeur naturelle (d'après Ettingshausen).

chez le Platane ; enfin les feuilles penninerves, à limbe tantôt entier, tantôt denté, tantôt pinnatifide, parmi lesquelles on peut distinguer trois types de nervation : le type *acrodrome*, à nervures secondaires peu nombreuses, naissant sous un angle aigu et se redressant parallèlement à la nervure médiane pour se diriger vers le sommet, comme chez les *Cinnamomum* (fig. 203) ; le type *camptodrome*, à nervures secondaires naissant sous des angles plus ou moins ouverts, se recourbant vers le haut au voisinage du bord du limbe

et s'anastomosant les unes avec les autres (fig. 204); et le type *craspédodrome*, à nervures secondaires, se continuant jusqu'au bord du limbe (fig. 205), ainsi que cela a lieu chez la plupart des feuilles dentées. Les autres caractères à prendre ensuite en considération consistent dans le nombre et l'écartement relatif des nervures de troisième ordre, dans la direction qu'elles affectent les unes par rapport aux autres et par rapport à la nervure médiane, dans la forme des mailles de divers ordres formées par ces nervures et par leurs ramifications, jusqu'à celles qui constituent les éléments les plus fins du réseau.

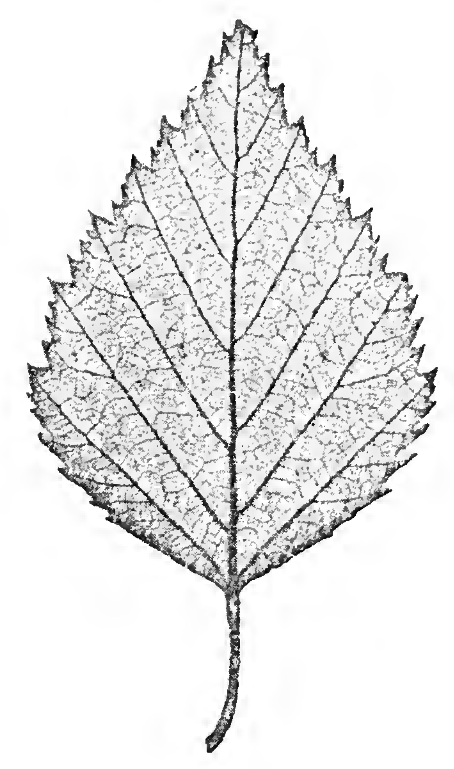


Fig. 205. — Type de nervation craspédodrome : feuille de *Betula fruticosa*, de grandeur naturelle (d'après Ettingshausen).

L'examen microscopique de l'épiderme, ou tout au moins de la cuticule lorsqu'on peut en obtenir des préparations, fournira aussi d'utiles éléments pour la comparaison.

On trouve également quelquefois, ainsi qu'il a été dit, des fragments de bois à structure conservée, dont l'étude anatomique peut permettre de déterminer à peu près sûrement les affinités ; mais dans ce cas encore, la détermination ne peut se faire que par comparaison avec les divers types de bois vivants, en tenant compte de tous les caractères que peuvent offrir des tissus ligneux, tels que forme et rapports relatifs des divers éléments, et en particulier mode d'ornementation et distribution des vaisseaux, et elle exige des recherches aussi longues et aussi minutieuses pour le moins que la détermination des feuilles.

Bien que les Dicotylédones de l'Infracrétacé ne soient pas toutes déterminées avec une certitude absolue, la conservation d'un assez bon nombre d'échantillons laissant quelque peu à désirer, il semble que les Gamopétales ne soient pas

représentées parmi elles et qu'elles n'aient fait leur apparition que vers le milieu de l'époque crétacée : des deux autres groupes, Apétales et Dialypétales, ce seraient les Apétales qui tiendraient au début la première place, mais les Dialypétales auraient pris le premier rang au commencement du Tertiaire, sinon sous le rapport de l'abondance, du moins sous celui du nombre des formes spécifiques. On ne peut sans doute admettre ces résultats que sous certaines réserves, la valeur des formes décrites comme espèces ne laissant pas d'être assez discutable ; mais il semble cependant que les Dicotylédones aient suivi dans leur développement une marche à peu près conforme à l'ordre dans lequel on est conduit à ranger les uns par rapport aux autres les trois groupes des Apétales, des Dialypétales et des Gamopétales, d'après la complication et le perfectionnement relatifs de leur appareil floral.

Apétales.

L'importante famille des Cupulifères est représentée à l'état fossile par des restes nombreux, appartenant aux divers genres de ses trois tribus.

Le genre *Betula* paraît exister dans le Crétacé moyen des Etats-Unis ; en tout cas, il se montre, ainsi que le genre *Alnus*, sous la forme d'écailles et de samares pour l'un, de cônes femelles pour l'autre, en même temps que sous la forme de feuilles, depuis la base de l'Eocène jusque dans le Quaternaire, offrant déjà dans l'Oligocène des formes très voisines de celles qui habitent aujourd'hui nos régions.

Les genres *Ostrya*, *Carpinus* et *Corylus* sont également connus, par des feuilles et par des fruits, à partir de l'Oligocène inférieur ou moyen.

Le genre *Fagus* se montre dans le Crétacé moyen des Etats-Unis, et se suit au travers du Tertiaire, avec des formes se rapprochant à la fois du *F. sylvatica* et du *F. ferruginea*,

mais paraissant dépendre d'un seul et même type spécifique, *F. Feroniæ* Unger, qui semble devoir être regardé comme la souche commune de l'espèce européenne et de l'espèce américaine actuelles. En Australie et en Nouvelle-Zélande, ainsi qu'à la Terre de Feu (1), les *Fagus* tertiaires se rapprochent plus des *Nothofagus* que des *Eufagus* de l'hémisphère nord, mais quelques-uns d'entre eux paraissent établir un passage entre l'une et l'autre section. Le genre *Castanea* est connu avec certitude depuis l'Oligocène. Quant au genre *Quercus*, auquel on a rapporté un nombre considérable d'empreintes, il paraît remonter à l'époque cénomanienne, mais avec des formes à feuilles entières qui n'existent plus dans nos régions : de celles qui habitent aujourd'hui nos pays, les groupes des *Cerris* et des *Ilex* se rencontrent déjà dans nos formations éocènes, tandis que ceux des *Robur*, des *Toza* et des *Infectoria* ne commencent à se montrer que dans le Miocène ou au début du Pliocène. Enfin, il faut à peu près certainement rapprocher des *Castanea* et des *Quercus* le genre *Dryophyllum* Debey, du Crétacé et de l'Eocène, établi sur des feuilles allongées à bords dentés (fig. 206), ressemblant surtout à celles des Chênes de la section *Castanopsis*.

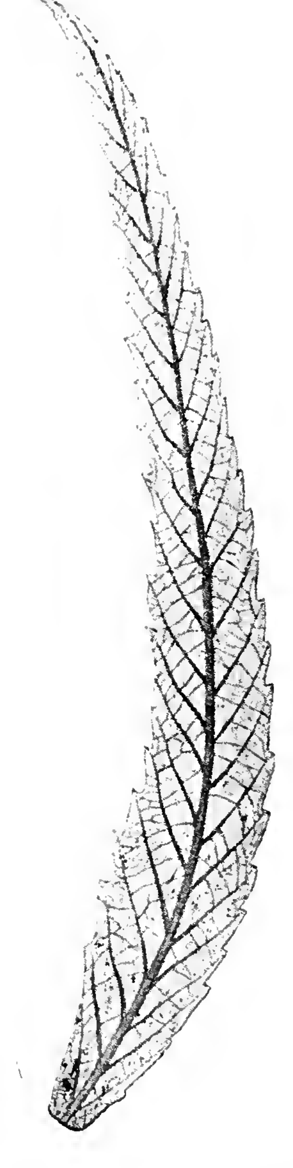


Fig. 206. — *Dryophyllum Dewalquei* Saporta et Marion, de l'Eocène inférieur de Belgique. Feuille réduite aux 2/3 de grand. nat. (d'après Saporta et Marion).

J'ajoute qu'on a trouvé à divers niveaux du Tertiaire des bois de Bouleau, de Charme, de Hêtre et de Chêne.

(1) Ettingshausen *c*, *d*; Dusen *a*.

Dans la famille des Juglandées, on connaît à l'état fossile les quatre genres *Juglans*, *Carya*, *Pterocarya* et *Engelhardtia*, représentés à la fois par des feuilles et par des fruits, et le premier en outre par un bois. Le genre *Juglans* a été rencontré dans le Cénomanien de l'Allemagne et du Groënland ; les trois autres ne sont connus qu'à partir de l'Oligocène ; tous se suivent à travers le Tertiaire jusque dans le Pliocène, à l'exception toutefois du genre *Engelhardtia*, qui ne semble pas avoir persisté en Europe au delà du milieu de l'époque miocène.

On a rapporté au genre *Myrica*, de la famille des Myricées, un nombre considérable d'empreintes de feuilles, rencontrées à différents niveaux depuis le Crétacé moyen jusqu'au sommet du Tertiaire, ainsi que quelques fruits et débris d'inflorescences. On remarque notamment, parmi ces feuilles, plusieurs formes spécifiques, les unes crétacées, la plupart tertiaires, qui avaient été jadis rapportées, du moins une partie d'entre elles, aux genres *Banksia* ou *Dryandra* de la famille des Protéacées, et qui ont été reconnues depuis lors pour des *Myrica* de la section *Comptonia*, aujourd'hui réduite à une seule espèce.

La famille des Salicinées, représentée par un grand nombre d'espèces des genres *Salix* et *Populus*, est une de celles qui semblent le plus anciennes, des feuilles nettement attribuables à l'un et l'autre de ces genres ayant été rencontrées dans les couches infracrétacées, sans parler d'autres empreintes classées seulement sous les noms provisoires de *Populophyllum* ou *Saliciphyllum ;* on en compte des formes très variées dans le Tertiaire, dont quelques-unes accompagnées d'inflorescences mâles ou femelles bien reconnaissables. Plusieurs d'entre elles se rattachent visiblement à des formes actuelles, et semblent n'avoir subi, depuis l'époque oligocène, que des modifications peu sensibles.

On a rapporté aux Casuarinées un certain nombre d'empreintes du Tertiaire d'Europe dont l'attribution ne laisse pas d'être fort contestable ; la présence du genre *Casuarina* est plus vraisemblable en Australie, où C. von Ettingshausen l'a signalé dans les couches tertiaires. Certaines empreintes de l'Infracrétacé des Etats-Unis paraissent également de nature à être classées dans ce genre (1), au moins avec beaucoup de vraisemblance.

Les Artocarpées comptent, dans le Crétacé et le Tertiaire, un grand nombre de représentants, consistant pour la plupart en feuilles, classées les unes comme *Ficus*, quelques-unes simplement comme *Ficophyllum*, et dont les plus anciennes ont été trouvées dans l'Infracrétacé d'Amérique ; avec ces feuilles on a rencontré parfois, du moins dans le Tertiaire, des inflorescences ou des fruits bien déterminables ; il en est ainsi notamment pour le *Ficus carica*, reconnu sans doute possible dans certains tufs quaternaires du bassin parisien.

Le genre *Artocarpus* a été également trouvé à l'état fossile, en particulier dans le Cénomanien de l'île de Disco au Groënland, représenté à la fois par une feuille et par un fragment d'inflorescence bien reconnaissable (2), ainsi que dans le Tertiaire des Etats-Unis.

Les Ulmacées sont connues par un grand nombre de feuilles et de fruits, rencontrés à divers niveaux du Tertiaire et appartenant principalement aux genres *Ulmus* et *Zelkova*, observés le premier à partir de l'Eocène, le second à partir de l'Oligocène ; l'un et l'autre se montrent d'ailleurs à ce dernier niveau sous des formes très voisines déjà de certaines espèces vivantes.

---

(1) L. Ward *c*.
(2) Nathorst *i*.

Le genre *Celtis*, de la famille des Celtidées, est de même représenté dans le Tertiaire, du moins à partir de l'Oligocène, par des feuilles et par des fruits.

Les Platanées se montrent dès le Crétacé moyen, avec des feuilles reconnaissables pour appartenir au genre *Platanus*, et des fruits qui en confirment l'attribution ; les feuilles à lobes peu accentués paraissent dominer dans le Crétacé ; les lobes deviennent ensuite de plus en plus marqués chez les espèces tertiaires, auxquelles se rattachent manifestement les espèces actuelles (1). Des bois de Platanes ont été également trouvés dans le Tertiaire.

Peut-être faut-il rapprocher des Platanées ou des Urticinées un certain nombre de types de feuilles, rencontrés principalement dans le Crétacé, et qui n'ont pu être identifiés à aucune forme vivante : ces divers types, réunis souvent sous le terme général de Crednériées, ont dû servir de base à l'établissement de genres à part, dont le principal est le genre *Credneria* Zenker, du Crétacé moyen et supérieur, établi sur des feuilles à limbe orbiculaire ou ovale, offrant généralement trois nervures principales dont l'origine commune est située à l'intérieur du limbe, à quelque distance du bord, le limbe étant en quelque sorte décurrent sur le pétiole (fig. 207) ; les nervures de troisième ordre, presque à angle droit sur les nervures secondaires, forment un réseau très accentué, à mailles rectangulaires allongées, qui rappelle celui de beaucoup de feuilles de Tiliacées plutôt que celui des feuilles de Platanes ; cependant quelques espèces rangées primitivement dans ce genre ont été reconnues ultérieurement pour des feuilles de *Platanus*. On a rapproché aussi les *Credneria* des Urticacées, des Ménispermées, des Sterculiacées et des Hamamélidées ; mais

(1) L. Ward *a*, *b* ; Janko *a*.

tant qu'on n'en connaîtra que les feuilles, l'attribution définitive en demeurera nécessairement incertaine.

A côté du genre *Credneria* semblent devoir se placer d'abord les genres *Aspidiophyllum* Lesquereux et *Protophyllum* Lesquereux, du Crétacé d'Amérique, le premier à

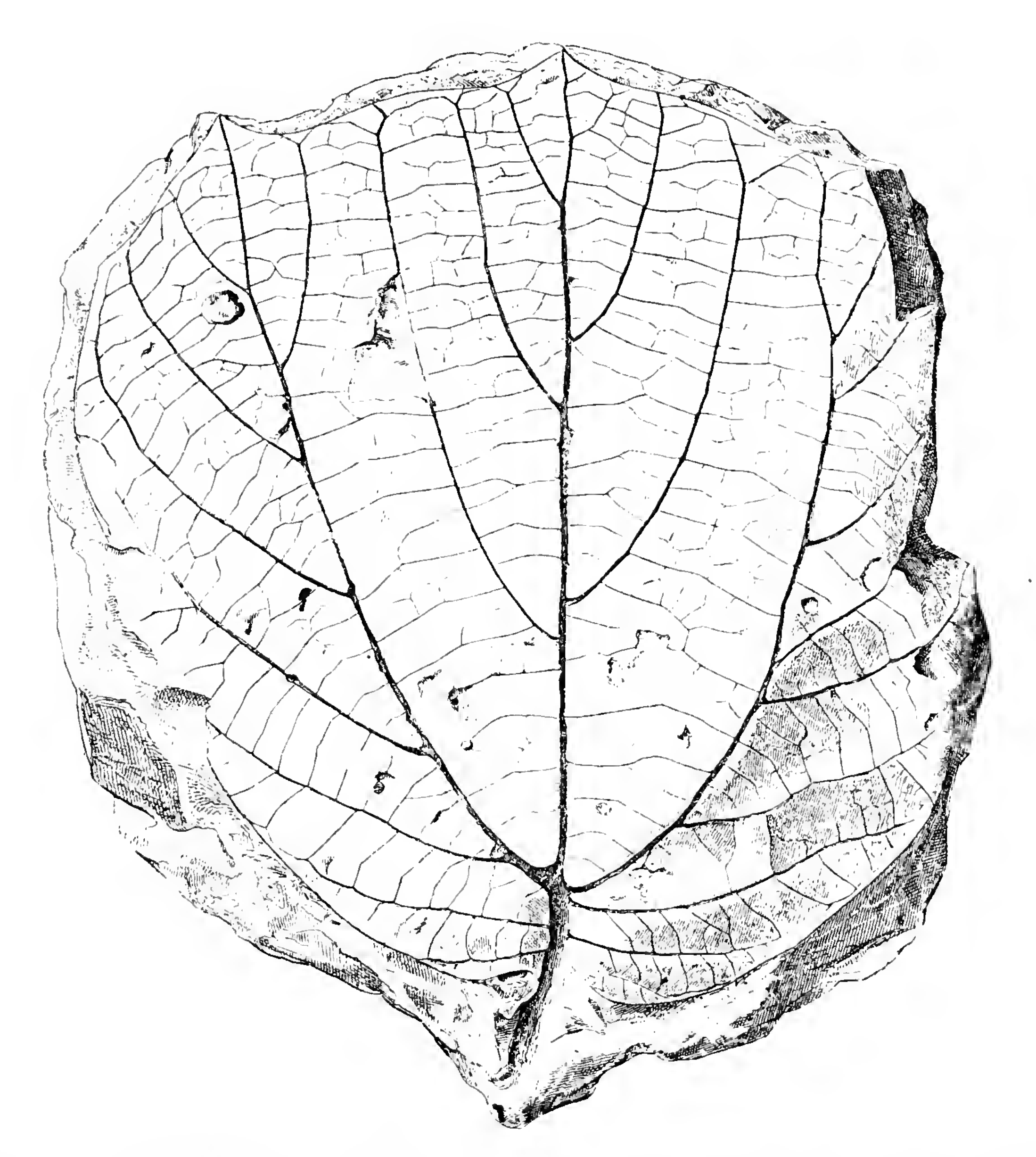


Fig. 207. — *Credneria triacuminata* Hampe, du Cénomanien de Blankenburg. Feuille réduite aux 2/3 de grand. nat. (d'après Schimper).

feuilles très analogues à celles des *Credneria*, mais subpeltées et habituellement trilobées, le second à feuilles penninerves, à nervures inférieures à peine plus accentuées et plus ramifiées que les suivantes ; ce dernier genre offre, d'après Schenk, une certaine ressemblance avec le genre vivant *Laportea* de la famille des Urticacées. Ces deux genres ont été aussi comparés aux Platanées et aux Méni-

spermées, ainsi qu'aux Sterculiacées et particulièrement au genre *Pterospermum*.

Le genre *Ettingshausenia* Stiehler, du Crétacé moyen, paraît également voisin du genre *Credneria*, mais avec des feuilles plus petites, atténuées en coin à leur base; on l'a comparé notamment au genre *Fothergilla* de la famille des Hamamélidées.

Enfin le genre *Mac-Clintockia* Heer, trouvé d'abord dans le Crétacé supérieur du Groënland, puis dans l'Eocène, présente des feuilles cunéiformes, trinerviées, à nervures partant à la base du limbe, qui rappellent surtout celles de certaines Urticacées, mais qui ont été rapprochées aussi des Ménispermées.

Des Pipéracées fossiles ont été signalées dans quelques dépôts tertiaires des régions tropicales, notamment des formes voisines du genre *Piper* à Sumatra et à Java, et des feuilles d'*Arthante* dans l'Equateur (1).

On a trouvé dans le Tertiaire quelques restes de Polygonacées et de Chénopodiacées, en particulier des feuilles et des fruits de *Polygonum*, et des fruits de *Salsola*.

La famille des Protéacées est une de celles, à raison sans doute de la remarquable diversité de formes de feuilles qu'on rencontre dans ses différents genres, à laquelle on a rapporté le plus grand nombre d'empreintes de feuilles de Dicotylédones, en les attribuant notamment aux genres *Protea*, *Persoonia*, *Grevillea*, *Hakea*, *Banksia*, *Dryandra*, etc. Mais la plupart de ces déterminations génériques, de même que celles fondées sur des graines, désignées comme *Embothrites*, ont été révoquées en doute par beaucoup d'auteurs, notamment par Schenk, et un bon nombre d'entre

(1) Engelhardt *c*.

elles ont même été reconnues positivement inexactes, en particulier pour les *Dryandra*, rapportés presque tous aujourd'hui aux *Myrica*. Saporta a montré d'autre part (1) qu'un certain nombre de feuilles classées comme *Lomatia* ou *Lomatites* devaient être reportées dans la famille des Composées et rapprochées du genre *Baccharis*.

Il semble néanmoins que les Protéacées aient été représentées à l'époque crétacée, et il se peut qu'elles aient persisté dans nos régions jusque vers le milieu de l'époque tertiaire : diverses feuilles de l'Infracrétacé du Portugal et des Etats-Unis, comme du Crétacé moyen d'Europe, classées sous le nom générique de *Proteophyllum* Velenovsky, semblent en effet se rapprocher réellement de certains types actuels de Protéacées ; d'autre part, M. Velenovsky a observé dans le Cénomanien de la Bohème des capitules floraux comparables à ceux des *Protea*, qu'il a décrits sous le nom de *Proteopsis;* et des capitules à peu près semblables ont été également rencontrés dans le Crétacé moyen des Etats-Unis (2) ; toutefois la constitution des fleurs elles-mêmes n'a pu être déterminée.

On a rapporté aux Thyméléacées un certain nombre d'empreintes du Tertiaire, qu'on a rangées les unes dans le genre *Daphne*, les autres dans le genre *Pimelea*, mais sans qu'on puisse, ainsi que le fait remarquer Schenk, considérer ces attributions comme démontrées.

Les mêmes doutes existent pour les feuilles du Tertiaire classées comme *Santalum;* mais l'existence de la famille des Santalacées n'en paraît pas moins certaine, quelques fleurs ressemblant, les unes à celles des *Thesium*, les autres à celles des *Osyris*, ayant été trouvées dans l'ambre de la Baltique, qui correspond à l'époque oligocène.

---

(1) Saporta *k*.

(2) Hollick *a;* Newberry *d*.

On a rencontré également dans l'ambre des ramules et des inflorescences de Loranthacées, dans lesquels a été reconnue une forme générique nouvelle, *Patzea* Conwentz, voisine du genre actuel *Arceuthobium*. Quelques feuilles du Tertiaire ont été aussi rapportées à la même famille, notamment des empreintes de l'Equateur, classées par Engelhardt dans le genre *Phoradendron*.

Les Aristolochiacées paraissent, elles aussi, représentées à l'état fossile, par quelques feuilles ou fruits du Tertiaire, qui ont été rangés dans le genre *Aristolochia ;* d'autres feuilles, du Crétacé d'Amérique, ont été en outre rapprochées de ce même genre.

Dialypétales.

On a rapporté aux Magnoliacées un nombre assez important de feuilles fossiles, provenant tant du Crétacé que du Tertiaire, dont les unes ont été rangées dans le genre *Magnolia*, les autres dans le genre *Liriodendron*.

Le genre *Magnolia*, auquel Saporta a attribué un échantillon très fragmentaire de l'Infracrétacé du Portugal, paraît en tout cas représenté dans le Crétacé moyen d'Europe comme des Etats-Unis, et il se suit dans nos régions jusque dans le Pliocène ; on en a trouvé dans le Tertiaire des fruits non douteux.

Le genre *Liriodendron* se montre également dès le Crétacé moyen, sous des formes assez diverses, bien reconnaissables cependant à la troncature du sommet du limbe, terminé en angle rentrant, ainsi qu'aux caractères de la nervation ; la forme crétacée la plus répandue, *Lir. Meeki* Heer, a des feuilles simples, plus ou moins élargies dans leur moitié inférieure (fig. 208), comme on l'observe encore chez certaines variétés de l'espèce vivante ; elle se relie, d'ailleurs, par divers intermédiaires, aux formes à lobes

latéraux plus ou moins accentués, plus ou moins subdivisés, qui se rencontrent à peu près seules dans le Tertiaire, associées à des fruits bien reconnaissables, et auxquelles l'espèce vivante se rattache visiblement (1) ; le genre a persisté dans nos pays jusque vers la fin du Pliocène, sous une forme à peine distincte de la forme actuelle.

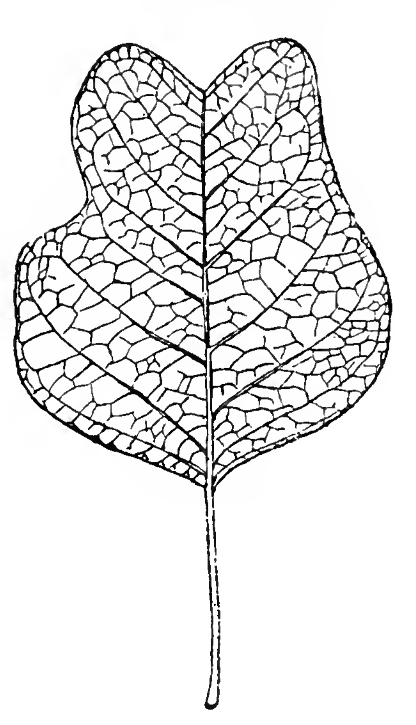


Fig. 208. — *Liriodendron Meeki* Heer, du Crétacé du Groënland. Feuille réduite à 1/2 grand. nat. (d'après Saporta et Marion).

Il a été signalé dans le Crétacé et dans le Tertiaire quelques feuilles ou graines d'Anonacées, rapportées au genre *Anona*.

Les Ménispermées paraissent représentées dans le Crétacé, particulièrement aux Etats-Unis, par des feuilles rencontrées à différents niveaux à partir de l'Infracrétacé, et classées sous le nom générique de *Menispermites* Lesquereux. Plusieurs genres du groupe des Crednériées ont été également rapprochés de cette famille. On a rangé en outre dans le genre *Cocculus* un certain nombre de feuilles, trouvées, les unes dans le Crétacé moyen du Groënland ou de la Bohême, les autres dans le Tertiaire et jusque dans le Pliocène.

On a rapporté aux Berbéridées, en les classant dans le genre *Berberis*, diverses feuilles de l'Oligocène ou du Miocène. Lesquereux leur a attribué également un type générique particulier, décrit par lui sous le nom de *Winchellia* (2), établi sur des feuilles trifoliées, à segment médian cunéiforme largement développé, provenant du Tertiaire

(1) Noe von Archenegg *a*.

(2) Lesquereux *e*.

inférieur des Etats-Unis, et comparées par lui à celles d'une espèce du genre *Achlys*.

Les Lauracées sont représentées à l'état fossile par un grand nombre de feuilles, rapportées à plusieurs genres différents, dont les uns apparaissent dans l'Infracrétacé, tels que *Laurus* et *Sassafras*, les autres dans le Crétacé moyen, comme *Persea*, *Cinnamomum*, *Litsæa*, *Oreodaphne ;* les uns et les autres se continuent dans le Tertiaire, accompagnés des genres *Actinodaphne*, *Benzoin*, *Phœbe*, et représentés parfois par des inflorescences et des fruits dont une bonne partie appartient au genre *Cinnamomum*, très répandu surtout dans l'Oligocène et le Miocène. Plusieurs de ces genres, *Sassafras*, *Persea*, *Benzoin*, *Oreodaphne*, ont persisté dans nos régions jusqu'à l'époque pliocène ou même jusque dans le Quaternaire.

D'autres feuilles, d'affinités moins certaines, du Tertiaire ou du Crétacé, ont été désignées simplement sous les noms génériques de *Daphnogene* Unger, ou de *Daphnophyllum* Heer.

Enfin on a trouvé dans le Tertiaire des bois semblables à ceux des *Laurus* et des *Persea*.

Les Nymphéacées ont, à raison même de leur station aquatique, laissé d'assez nombreux restes, feuilles, rhizomes et graines, dans les formations d'eau douce.

Le genre *Nelumbium* a été reconnu dans le Crétacé moyen du Groënland, dans le Crétacé supérieur des environs de Marseille, et il se suit jusque dans le Miocène, représenté notamment dans l'Oligocène de Provence par une forme extrêmement voisine de l'espèce indienne actuelle.

On a trouvé de même à divers niveaux du Tertiaire des feuilles de *Nymphæa*, avec des rhizomes bién reconnaissables, parfois de dimensions considérables. Les dépôts oligocènes du Sud de la France ont fourni en outre un genre

particulier, *Anœctomeria* Saporta, caractérisé notamment par la présence, dans les cicatrices foliaires du rhizome, de deux lacunes aérifères beaucoup plus larges que leurs voisines, ainsi que par quelques détails de constitution du fruit.

Le genre *Brasenia*, auquel Sir W. Dawson rapporte des feuilles peltées trouvées en abondance dans le Crétacé supérieur du Canada (1), est représenté dans le Tertiaire et le Quaternaire d'Europe par des graines classées longtemps sous des noms génériques particuliers (*Holopleura* Caspary, *Cratopleura* Weber) et dont les plus récentes, provenant des formations interglaciaires, ne semblent différer par aucun caractère appréciable de celles du *Br. purpurea* actuel (2). Enfin Saporta a rapproché de ce même genre, sous le nom générique de *Braseniopsis*, certaines feuilles de l'Albien du Portugal.

De la famille des Sterculiacées, le genre *Sterculia* paraît représenté déjà dans l'Infracrétacé des Etats-Unis, ainsi que dans le Crétacé moyen du même pays et dans le Crétacé supérieur du Groënland ; il se continue à travers le Tertiaire jusque dans le Pliocène. On a en outre rapproché du genre *Pterospermum*, sous le nom de *Pterospermites* Heer, des feuilles trouvées à divers niveaux depuis le Crétacé supérieur jusqu'au sommet du Miocène, et avec lesquelles certains types de Crednériées ne laissent pas d'offrir eux-mêmes quelque analogie. D'autres feuilles, du Tertiaire inférieur ou moyen, ont été comparées à celles du genre *Dombeya* et classées sous le nom de *Dombeyopsis* Heer.

Enfin, le genre *Bombax* est représenté par des fleurs bien conservées, rencontrées dans l'Oligocène inférieur de Provence, ainsi que par des feuilles provenant de gisements miocènes.

---

(1) Dawson *c*.

(2) Weberbauer *a* ; Andersson *b*.

On a reconnu dans le Tertiaire à différents niveaux depuis l'Oligocène des feuilles de Tiliacées appartenant aux genres actuels *Tilia* et *Grewia*, ainsi que des inflorescences du premier de ces deux genres ; on a, en outre, rapproché du dernier d'entre eux, sous le nom de *Grewiopsis* Saporta, d'autres feuilles d'attribution plus douteuse, provenant les unes du Crétacé moyen d'Amérique, les autres de l'Eocène du bassin parisien. Le genre *Elæocarpus* a été également reconnu dans l'Oligocène, représenté par des feuilles et par des fruits, ainsi que dans le Pliocène du Japon. Enfin on a rapproché du genre *Apeiba*, sous le nom générique d'*Apeibopsis* Heer, des fruits globuleux plurivalves, à valves marquées sur leurs bords de ponctuations ou de cicatricules arrondies, qui ont été rencontrés fréquemment dans le Tertiaire, et se montrent peut-être même déjà dans le Crétacé du Groënland, mais dont l'interprétation demeure tant soit peu incertaine.

Les Ternstrœmiacées sont représentées dans le Tertiaire, et peut-être dans le Crétacé, par des feuilles rapportées aux genres *Ternstrœmia* et *Saurauja ;* en outre des fleurs bien déterminables, appartenant notamment au genre *Stuartia*, ont été rencontrées dans l'ambre de la Baltique. Des bois paraissant présenter les caractères de ceux de cette famille (*Ternstrœmiacinium*) ont été en outre signalés dans l'Eocène.

Il semble qu'il faille attribuer aux Clusiacées une graine à structure imparfaitement conservée, mais bien semblable à celles des *Mammæa*, décrite par M. Fliche (1) comme *Mammæites*, et provenant du Cénomanien de l'Argonne.

Des feuilles et des fruits de Diptérocarpées, reconnaissables pour appartenir au genre *Dipterocarpus*, ont été trouvés dans le Tertiaire de Sumatra et de Bornéo.

---

(1) Fliche *c*.

On a rapporté aux EUPHORBIACÉES un certain nombre de feuilles du Tertiaire et du Crétacé, d'attribution douteuse d'ailleurs, et dont une partie ont été désignées simplement comme *Euphorbiophyllum* Ettingshausen.

Saporta a décrit en outre, sous le nom générique de *Choffatia*, des empreintes de l'Urgonien du Portugal consistant en bouquets de petites feuilles attachés le long d'un rhizome vraisemblablement flottant (fig. 209), et qui semblent devoir appartenir à un type très voisin du *Phyllanthus fluitans* actuel (1).

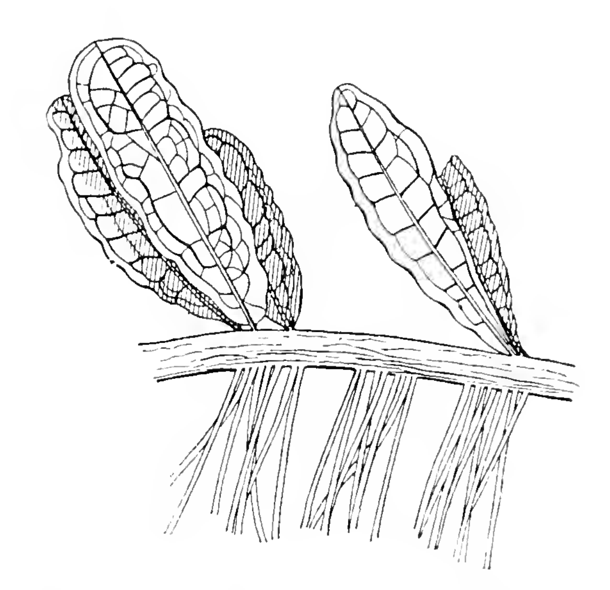


Fig. 209. — *Choffatia Francheti* Saporta, de l'Infracétacé du Portugal. Rhizome et bouquets de feuilles, grossis deux fois (d'après Saporta).

Enfin on a trouvé dans l'ambre de l'Allemagne du Nord des fleurs bien conservées d'Euphorbiacées, qui ont pu être classées dans le genre vivant *Antidesma*.

Les BUXACÉES n'ont été rencontrées jusqu'à présent que dans le Pliocène et le Quaternaire, sous la forme de feuilles de *Buxus*, les unes très voisines de celles de notre espèce actuelle, les autres identiques à celles-ci.

Les PASSIFLORÉES semblent représentées à l'état fossile par quelques feuilles trilobées, rapportées au genre *Passiflora*, et trouvées dans le Tertiaire d'Allemagne.

Le genre *Coriaria*, de la famille des CORIARIÉES, s'est montré çà et là dans le Tertiaire, depuis l'Oligocène jusqu'au Pliocène, représenté par des feuilles et parfois par des débris d'inflorescences.

---

(1) SAPORTA, *p*.

La présence des Zygophyllées dans le Tertiaire paraît indiquée par des fruits ailés, recueillis à différents niveaux et susceptibles d'être rapportées aux *Zygophyllum*. On a signalé en outre, dans le Tertiaire d'Italie, sous le nom de *Guajacites* Massalongo, des feuilles voisines de celles des *Guajacum*.

La famille des Rutacées est représentée par des feuilles de *Dictamnus* trouvées dans le Pliocène, ainsi que par des feuilles de *Zanthoxylon* et par des feuilles et des fruits de *Ptelea*, provenant de différents niveaux du Tertiaire, depuis l'Oligocène inférieur jusqu'au Miocène supérieur.

On a rapporté aux Méliacées des feuilles du Miocène d'Autriche, rangées dans le genre *Cedrela*, ainsi que des graines ailées, de divers gisements tertiaires, attribuées d'abord aux Protéacées sous le nom d'*Embothrites*, et classées plus tard comme *Cedrelospermum* par Saporta, qui a observé en outre des graines de ce même type à la base de l'Infracrétacé du Portugal (1).

Le genre *Ailanthus*, de la famille des Simarubacées, a été reconnu sur plusieurs points, à différents niveaux du Tertiaire, sous la forme de feuilles et de fruits bien caractérisés.

Les Anacardiacées comptent, à l'état fossile, d'assez nombreux représentants, à savoir : des feuilles et des fruits du genre *Rhus*, reconnu à partir du Crétacé moyen, et observé dans le Tertiaire jusque vers le sommet du Miocène ; des feuilles et des fruits de *Pistacia*, trouvés depuis l'Oligocène jusque dans le Quaternaire ; enfin des formes affines à des types tropicaux, consistant d'une part en des feuilles,

---

(1) Saporta, *l. p.*

du Crétacé ou du Tertiaire, classées sous le nom d'*Anacardites* Saporta, d'autre part en des inflorescences ou des fruits à calice formé de sépales scarieux en nombre variable, provenant de l'Oligocène ou du Miocène, qui rappellent quelque peu les genres *Astronium* et *Parishia*, et pour lesquels Saporta a établi le genre *Heterocalyx*.

On a classé dans les Sapindacées un assez grand nombre de feuilles ou de fruits fossiles, qui ont été rapportés à différents genres. Il faut mentionner principalement des feuilles de *Kœlreuteria*, du Miocène, des feuilles et des fruits de *Nephelium*, de l'Oligocène de l'Eubée, des feuilles et des fruits de *Dodonæa*, de l'Oligocène et du Miocène, des fruits et des inflorescences de *Sapindus*, rencontrés dans le Crétacé moyen et supérieur ainsi que dans le Tertiaire jusqu'au Pliocène; en outre certaines feuilles de l'Infracrétacé d'Amérique et du Portugal ont été rapprochées de ce même genre, sous les noms génériques de *Sapindopsis* Fontaine ou de *Sapindophyllum* Velenovsky.

On a rencontré également des feuilles et des graines d'*Æsculus* dans le Miocène et le Pliocène d'Europe, et des feuilles de *Staphylea* dans le Tertiaire d'Amérique.

Enfin le genre *Acer* s'est montré largement représenté à différents niveaux, depuis le Crétacé moyen où sa présence est attestée aux Etats-Unis (1) par des samares bien reconnaissables, jusque dans le Pliocène et le Quaternaire. On en connaît de très nombreuses formes spécifiques, appartenant aux différents groupes entre lesquels se répartissent les espèces actuelles.

Les Malpighiacées se montrent dans l'Oligocène et le Miocène, avec des feuilles et des samares appartenant à divers genres, tels notamment que *Stigmaphyllum*, *Banisteria*,

(1) Newberry *d*.

Tetrapterys et *Hiræa*. Des bois silicifiés trouvés à l'île d'Antigua doivent également leur être rapportés.

La grande famille des Légumineuses compte à l'état fossile, depuis le Crétacé jusqu'au sommet du Tertiaire, de nombreux représentants, consistant en feuilles et en gousses détachées, qui se rangent dans les trois tribus des Papilionacées, des Césalpiniées et des Mimosées.

On a signalé notamment, parmi les Papilionacées, des *Cytisus*, des *Colutea*, des *Robinia*, des *Sophora*, des *Calpurnia*, provenant du Tertiaire ; et des *Dalbergia* provenant du Crétacé moyen du Groënland ainsi que de divers niveaux du Tertiaire.

Parmi les Césalpiniées, les genres *Cassia* et *Bauhinia* se rencontrent dès le Crétacé moyen et se continuent dans le Tertiaire d'Europe jusqu'à un niveau assez élevé ; les genres *Ceratonia* et *Cercis* se suivent depuis l'Oligocène jusqu'au sommet du Tertiaire, ce dernier même jusque dans le Quaternaire, le *Cercis siliquastrum* ayant été rencontré dans des tufs sur divers points du bassin parisien, où il n'existe plus aujourd'hui. Les genres *Gymnocladus* et *Cæsalpinia* ont été également observés dans différents gisements tertiaires d'Europe, ainsi que le genre *Gleditschia*, souvent représenté par des épines détachées. On peut citer encore le genre *Parkinsonia*, dont la présence a été récemment constatée dans l'Oligocène du Sud de la France (1), représenté par des gousses bien caractérisées. Il semble qu'il faille en outre rapporter à cette même tribu des Césalpiniées un type générique vraisemblablement éteint, probablement voisin des *Tamarindus*, auquel Heer a donné le nom de *Podogonium*, et qui comprend des rameaux portant des feuilles paripennées et des gousses monospermes, provenant de l'Oligocène et du Miocène, des Etats-Unis aussi bien que d'Europe.

---

(1) Laurent *a*.

Enfin, on a rencontré dans le Tertiaire des feuilles et des gousses de Mimosées, parmi lesquelles on a reconnu, entre autres, les genres *Prosopis*, *Acacia*, *Inga*, *Hymenæa*, dont les deux derniers ont été signalés en outre dans le Crétacé moyen de la Bohême.

Parmi les restes fossiles rapportés aux Rosacées, je mentionnerai d'abord des feuilles du genre *Cratægus*, trouvées, les unes dans le Crétacé moyen et supérieur, notamment aux Etats-Unis et au Groënland, les autres dans le Tertiaire ; puis des feuilles quelque peu douteuses de *Pirus*, provenant également du Crétacé ainsi que du Tertiaire ; des feuilles et des fruits de *Cydonia*, de l'Oligocène et du Miocène ; des feuilles de *Cotoneaster*, d'*Amelanchier*, de *Sorbus*, de différents niveaux du Tertiaire ; des feuilles de *Rosa*, de *Fragaria*, de *Spiræa*, du Tertiaire ; des feuilles de *Dryas octopetala*, dans le Quaternaire, caractérisant les formations glaciaires ; des fleurs voisines de celles du genre *Quillaja*, observées dans l'ambre de la Baltique et décrites comme genre nouveau sous le nom de *Mengea* Conwentz ; enfin des feuilles et des noyaux de *Prunus* et d'*Amygdalus* provenant du Tertiaire, principalement du Miocène.

On a rapporté à la famille des Célastracées un assez grand nombre de feuilles, trouvées à divers niveaux du Crétacé, depuis l'Infracrétacé jusqu'au Crétacé supérieur, principalement en Amérique, ainsi que dans l'Eocène, et qui, pouvant être rapprochées de plusieurs formes génériques actuelles, ont été simplement classées sous le nom de *Celastrophyllum* Ettingshausen ; des fleurs de l'ambre, reconnues également pour appartenir aux Célastracées, ont été décrites comme *Celastrinanthium* Conwentz ; en outre, on a rencontré dans le Tertiaire, à partir de l'Oligocène, des feuilles qui ont pu être rattachées aux genres *Celastrus* et *Evonymus*.

Les Ilicacées ont fourni, depuis le Crétacé moyen jusqu'au

sommet du Tertiaire, de nombreuses formes de feuilles d'*Ilex*, ainsi que des fleurs du même genre, observées dans l'ambre.

On a trouvé également dans l'ambre des fruits d'Olacacées, rapportés par M. Conwentz au genre *Ximenia*.

La famille des Vitées paraît remonter à l'époque infracrétacée, les dépôts de cette époque ayant offert, tant aux Etats-Unis qu'en Portugal, des empreintes de feuilles qui semblent lui appartenir et qui ont été classées sous les noms, soit de *Cissites* Heer, soit de *Vitiphyllum* Fontaine ; cependant la détermination n'en est peut-être pas absolument sûre, non plus que celle des feuilles analogues trouvées dans les étages supérieurs du Crétacé. Il n'y a, en revanche, aucune incertitude à avoir sur la plupart des feuilles tertiaires, qui ont pu être rangées dans les genres *Vitis*, *Cissus* et *Ampelopsis*, et dont quelques-unes ont été trouvées associées à des graines bien caractérisées; le genre *Vitis* en particulier se montre sans doute possible dans l'Eocène de Sézanne et se suit jusque dans le Quaternaire avec des formes de plus en plus voisines de notre *Vitis vinifera*.

La famille des Rhamnées est représentée à l'état fossile principalement par des feuilles ainsi que par quelques fruits, appartenant aux genres *Rhamnus*, *Zizyphus* et *Paliurus*, observés tous trois dans le Crétacé moyen et supérieur des Etats-Unis, mais plus abondamment dans le Tertiaire, où on les suit, dans nos régions, tout au moins les deux premiers, jusque dans le Pliocène. On a rencontré également dans l'Oligocène et le Miocène des feuilles de *Berchemia*.

De la famille des Saxifragacées, la tribu des Saxifragées ne comprend, à l'état fossile, en dehors de certaines espèces encore vivantes de *Saxifraga* trouvées dans le Quaternaire,

que des fleurs empâtées dans l'ambre et appartenant au genre *Stephanostemon*.

La tribu des Hydrangées est représentée par des fragments de fleurs de *Deutzia*, également trouvées dans l'ambre, ainsi que par des feuilles provenant du Pliocène du Japon.

Aux Escalloniées appartiennent des fleurs de l'ambre, voisines de celles du genre *Itea*, et des feuilles d'*Escallonia* du Tertiaire de Bolivie.

Enfin, un certain nombre de feuilles de l'Oligocène et du Miocène ont été rapportées aux genres *Cunonia*, *Ceratopetalum*, *Callicoma* et *Weinmannia*, de la tribu des Cunoniées, mais sans qu'on puisse, tout au moins pour ces trois derniers, regarder l'attribution comme certaine.

La famille des Hamamélidées a fourni un certain nombre de restes, principalement des feuilles et des fruits non douteux du genre *Liquidambar*, qui se montre aux Etats-Unis dans le Crétacé moyen ou supérieur, et se suit en Europe depuis l'Eocène jusque dans le Pliocène avec des formes de plus en plus voisines du *Liq. styraciflaum* actuel (1).

On a signalé également dans le Crétacé et le Tertiaire des feuilles de *Parrotia*, ainsi que des feuilles analogues à celles des *Hamamelis*, qui ont été classées comme *Hamamelites ;* des fleurs voisines de celles des *Hamamelis* ont été aussi observées dans l'ambre.

Le genre *Trapa*, de la famille des Onagracées, reconnu en Amérique dans les couches de passage du Crétacé au Tertiaire, se montre ensuite à différents niveaux du Tertiaire et jusque dans le Quaternaire, représenté par des feuilles et surtout par des fruits.

---

(1) Standfest *a*.

Dans la famille des Haloragées, les genres *Hippuris*, *Myriophyllum* et *Ceratophyllum* ont été observés soit dans le Pliocène, soit dans le Quaternaire, représentés principalement par des fruits ; ce dernier genre a été en outre signalé dans l'Oligocène de Provence (1).

On a rapporté aux Myrtacées un assez grand nombre de feuilles fossiles, provenant du Tertiaire ou du Crétacé supérieur ou moyen, quelques-unes même de l'Infracrétacé, qui ont été attribuées à des genres vivants tels que *Myrtus*, *Myrcia*, *Eugenia*, *Leptospermum*, *Callistemon*, *Eucalyptus*, ou rapprochées de quelques-uns de ces genres sous les noms de *Myrtophyllum* Heer, *Leptospermites* Saporta, *Callistemophyllum* Ettingshausen. Des fragments d'inflorescences paraissant appartenir aux genres *Leptospermum* et *Callistemon* ont, d'ailleurs, été signalés par M. Velenovsky dans le Cénomanien de Bohême (2) ; d'autre part l'existence du genre *Eucalyptus* à l'époque crétacée est positivement attestée par les fleurs et les fruits dont on a fréquemment trouvé les empreintes associées aux feuilles dans le Crétacé moyen de l'Europe centrale aussi bien que des Etats-Unis ; toutefois la présence de ces genres exotiques dans le Tertiaire de nos régions ne paraît pas établie avec la même certitude. Quant au genre *Myrtus*, il se suit jusque dans le Quaternaire.

Il en est de même du genre *Punica*, dont on a trouvé dans le Pliocène des feuilles et des boutons floraux.

On a attribué aux Ombellifères quelques fruits, dont l'un provenant de l'Albien du Portugal ; mais leur attribution demeure tant soit peu problématique, à l'exception cependant de fruits de *Chærophyllum* trouvés dans l'ambre, ainsi

---

(1) Saporta *n*.

(2) Velenovsky *d*.

que de fruits d'*Œnanthe* et de *Peucedanum* du Pliocène supérieur d'Angleterre.

Les Araliacées se montrent représentées dans le Tertiaire et dans le Crétacé par d'assez nombreuses feuilles, dont la majeure partie ont pu être rattachées à des genres vivants.

Déjà dans l'Infracrétacé des Etats-Unis on rencontre des feuilles palmatilobées, ressemblant beaucoup à des feuilles d'*Aralia*, qui ont été désignées sous le nom générique d'*Araliophyllum* Fontaine ; d'autres feuilles, du Crétacé moyen, ont pu être rapportées directement au genre *Aralia*, qui se montre largement répandu dans le Tertiaire inférieur et moyen.

Le genre *Cussonia* a été reconnu également dans l'Oligocène de l'Eubée.



Fig. 210. — *Dewalquea gelindenensis* Saporta et Marion, de l'Eocène inférieur de Belgique. Feuille incomplète, réduite aux 2/3 de grand. nat. (d'après Saporta et Marion).

Il faut probablement, en outre, ranger parmi les Araliacées un type particulier de feuilles palmées ou pédalées, à folioles étroites, du Crétacé moyen et supérieur et de l'Eocène, décrit sous les noms génériques de *Debeya* Miquel et *Dewalquea* Saporta et Marion (fig. 210), que les auteurs de ce dernier genre étaient portés à attribuer aux Helléborées, mais qu'il semble plus naturel de rapprocher des *Aralia*.

Enfin le genre *Hedera* a été reconnu dans le Cénomanien et le Crétacé supérieur, et a laissé çà et là quelques empreintes dans le Tertiaire, dont plusieurs très voisines de notre Lierre grimpant.

L'existence des PITTOSPORÉES à l'époque tertiaire est attestée par des fleurs très voisines pour le moins de celles des *Billardiera*, rencontrées dans l'ambre de la Baltique. On a signalé en outre des feuilles de *Pittosporum* dans l'Eocène et le Miocène, et de *Bursaria* dans l'Oligocène de Bohême.

Enfin, on a rapporté à la famille des CORNÉES, en les rangeant dans les genres *Cornus* et *Nyssa*, un certain nombre de feuilles, trouvées les unes dans le Crétacé moyen ou supérieur des Etats-Unis et du Groënland, les autres dans différents gisements tertiaires ; on a observé en outre, dans ces derniers, quelques fruits qui, sans être bien nettement déterminables, viennent cependant à l'appui de ces attributions.

Gamopétales.

La famille des ERICACÉES est représentée à l'état fossile par quelques restes de valeur inégale, qui ont été classés dans différents genres. Je mentionnerai d'abord des feuilles, un peu douteuses, d'*Arbutus* et de *Gaultheria*, signalées dans l'Eocène et le Miocène ; puis de nombreuses feuilles d'*Andromeda*, accompagnées parfois de débris d'inflorescences, trouvées principalement dans l'Oligocène et le Miocène, et dont une bonne partie paraît appartenir au groupe des *Leucothoe;* le genre *Andromeda* semble, du reste, remonter à l'époque crétacée, à en juger par quelques feuilles du Crétacé moyen des Etats-Unis qui lui ont été attribuées ; des échantillons de fleurs et de fruits avec des rameaux feuillés, trouvés dans l'ambre, établissent en outre la présence, à l'époque oligocène, du genre *Cassiope*, ainsi que d'un type très voisin du genre *Orphanidesia*.

On a également observé dans l'ambre des fruits de *Clethra*, et des feuilles de ce même genre ont été rencontrées dans le Miocène de Styrie. Un certain nombre de feuilles de l'Oli-

gocène (1) et principalement du Miocène ont été rapportées au genre *Rhododendron*, qui se montre en outre représenté dans le Quaternaire du Tyrol et du versant Sud des Alpes par des feuilles bien déterminables, appartenant à une espèce encore vivante, le *Rhod. ponticum*.

Enfin des feuilles de *Vaccinium* ont été reconnues dans le tertiaire à différents niveaux, à partir de l'Oligocène.

L'existence des Myrsinées à l'époque tertiaire est établie par des fleurs trouvées dans l'ambre et reconnaissables pour appartenir à cette famille : elles ont été classées sous les noms génériques de *Myrsinopsis* Conwentz et de *Berendtia* Gœppert. On a en outre signalé, en s'appuyant sur la détermination, toujours assez délicate, de feuilles détachées, la présence du genre *Myrsine* dans l'Eocène, l'Oligocène et le Miocène, et celle du genre *Ardisia* dans le Miocène.

On a attribué aux Sapotées différentes feuilles du Crétacé supérieur des Etats-Unis et du Groënland, ainsi que du Tertiaire, qui ont été classées simplement sous l'appellation générique de *Sapotacites* Ettingshausen ; mais la détermination en demeure quelque peu douteuse, de même que celle de divers autres échantillons du Tertiaire rapportés aux genres *Achras, Bumelia*, *Sideroxylon* et *Chrysophyllum*.

Les Ebénacées sont connues à l'état fossile par un certain nombre de feuilles, de fleurs ou de fruits, dont une bonne partie au moins ont pu être rapportés à des genres vivants : l'un des mieux représentés est le genre *Diospyros*, signalé déjà dans le Crétacé moyen des Etats-Unis, et largement répandu dans le Tertiaire depuis l'Eocène inférieur jusqu'au Pliocène. Le genre *Royena* se montre avec des fruits nette-

(1) Laurent *a*.

ment déterminables dans le Crétacé de la Libye, et on lui a rapporté en outre quelques feuilles du Miocène. Les genres *Euclea* et *Maba* ont été également signalés dans le Tertiaire, mais d'après des déterminations moins certaines. Des bois du Crétacé et du Tertiaire ont été en outre reconnus pour appartenir aux Ebénacées.

Les genres *Symplocos* et *Styrax*, de la famille des STYRACÉES, ont été de même observés à divers niveaux du Tertiaire, le premier à partir de l'Eocène inférieur, le second à partir de l'Oligocène, non seulement sous la forme de feuilles, mais aussi de fruits et de fleurs nettement déterminables.

Les familles des SOLANÉES et des BORRAGINÉES comprennent seulement, à l'état fossile, la première une fleur de l'Oligocène inférieur de Provence, décrite comme *Solanites* Saporta, la seconde des fragments d'organes floraux ou de fruits de l'Oligocène ou du Miocène, désignés sous les noms de *Boraginites* Heer et *Heliotropites* Ettingshausen.

Le genre *Porana*, de la famille des CONVOLVULACÉES, a été trouvé sur quelques points dans le Tertiaire moyen, en Europe et en Amérique, représenté par des calices bien caractérisés, accompagnés de feuilles détachées.

De la famille des APOCYNÉES, on connaît avec certitude à l'état fossile d'assez nombreuses feuilles du genre *Nerium*, bien reconnaissables à leur nervation et accompagnées parfois de fleurs ou de fruits ; le genre se suit depuis le Crétacé supérieur et l'Eocène, où il se montre sous des formes analogues aux formes indiennes actuelles, jusque dans le Pliocène, où il est représenté par une forme spécifique impossible à séparer du *Nerium Oleander*.

On a de plus, rapproché des Apocynées des feuilles de divers niveaux du Tertiaire, désignées simplement sous les

noms génériques d'*Apocynophyllum* Heer et de *Neritinium* Unger, ces dernières ne rappelant que de fort loin celles des *Nerium*.

Enfin, on a compris sous la désignation d'*Echitonium* Unger, des feuilles, des fruits et des graines de l'Eocène, de l'Oligocène et du Miocène, qui semblent assez voisins de ceux du genre *Echites* actuel.

La famille des Asclépiadées paraît représentée à l'état fossile par un certain nombre de feuilles, dont les mieux déterminables, rencontrées soit dans le Crétacé supérieur du Groënland, soit dans le Tertiaire, principalement dans le Miocène, ont été rapportées au genre *Acerates*.

Dans la famille des Oléacées, le genre *Olea* a été reconnu dans le Tertiaire à différents niveaux, compris dans l'Oligocène et le Miocène. Les genres *Ligustrum* et *Phillyrea* ont été de même observés, le premier dans l'Oligocène de l'Autriche, le second dans le Pliocène du Midi de la France (1). Enfin le genre *Fraxinus* se montre représenté, d'abord par des feuilles dans le Crétacé supérieur du Groënland, puis par des feuilles et des fruits bien reconnaissables, depuis la base jusqu'au sommet du Tertiaire et dans le Quaternaire.

La famille des Bignoniacées ne comprend guère, comme nettement déterminables, et en laissant de côté quelques feuilles douteuses du Crétacé et du Tertiaire, que des feuilles, des fruits et des graines de *Catalpa*, rencontrés d'une part dans le Tertiaire des Etats-Unis, d'autre part dans l'Oligocène inférieur d'Aix-en-Provence.

On a signalé dans le Tertiaire quelques genres de Verbénacées, savoir *Vitex* et *Petræa* dans l'Oligocène de l'Alle-

---

(1) Boulay *c*.

magne, *Clerodendron* dans l'Eocène d'Angleterre et l'Oligocène de la Saxe, et *Citharexylon* dans le Tertiaire de Colombie ; mais la détermination n'en est rien moins que certaine, du moins pour les trois premiers.

On a rapporté à la famille des Rubiacées un certain nombre de feuilles du Tertiaire, décrites comme *Cinchonidium* Unger, mais d'attribution très incertaine ; les restes les mieux déterminables sont des fruits, de l'Eocène, de l'Oligocène et du Miocène, qui ont pu être reconnus pour appartenir au genre *Gardenia*. On peut citer encore quelques fleurs de Rubiacées observées dans l'ambre, ainsi que des feuilles du Tertiaire de la Colombie et de l'Equateur, classées par M. Engelhardt (1) dans les genres *Bothriospora* et *Endlichera*, et des bois du Pliocène de Java, présentant les caractères de ceux de certaines Cinchonées et décrits sous le nom générique de *Naucleoxylon* (2).

Parmi les Caprifoliacées, le genre le plus largement représenté à l'état fossile est le genre *Viburnum*, auquel on a rapporté un nombre considérable de feuilles trouvées à divers niveaux du Crétacé et du Tertiaire, depuis le Cénomanien jusqu'au sommet du Pliocène, tant au Groënland et à la Terre de Grinnell qu'en Amérique et en Europe. Des fleurs de *Sambucus* ont été observées dans l'ambre de la Baltique. On a, de plus, rapporté au genre *Lonicera* un fruit, d'attribution d'ailleurs un peu douteuse, du Miocène d'Œningen. Enfin, Sir W. Dawson a rapproché (3) du genre *Symphoricarpus*, sous le nom de *Symphoricarpophyllum*, des feuilles trouvées dans le système de Laramie du Canada, c'est-à-dire dans les couches de passage du Crétacé au Tertiaire.

(1) Engelhardt *c*.
(2) Crié *a*.
(3) Dawson *c'*.

La grande famille des Composées n'est connue à l'état fossile que par un nombre fort restreint d'empreintes, dont l'attribution ne laisse pas d'être parfois un peu incertaine. Je mentionnerai d'abord des feuilles voisines de celles des *Silphium*, de l'Oligocène moyen d'Italie, décrites sous le nom générique de *Silphidium* Massalongo, puis des feuilles de l'Oligocène inférieur d'Aix-en-Provence, primitivement rapportées aux Protéacées et classées comme *Lomatites*, que Saporta a ensuite rapprochées du genre *Baccharis* et désignées sous le nom de *Baccharites*. Ce même gisement des gypses d'Aix a fourni en outre des débris de capitules floraux décrits par Saporta comme *Hieracites*. Enfin, outre des akènes de *Bidens* trouvés dans le Pliocène supérieur d'Angleterre, on a rapporté aux Composées, sous l'appellation générique de *Cypselites* Heer, un assez grand nombre d'akènes pourvus à leur sommet d'une aigrette sessile, provenant de différents niveaux du Tertiaire, principalement de l'Oligocène inférieur d'Aix-en-Provence et du Miocène d'Œningen.

SUCCESSION DES FLORES

CLIMATS

On a pu voir par ce qui a été dit précédemment de chacun des groupes végétaux qui ont été passés en revue, qu'un certain nombre d'entre eux n'ont apparu qu'à une date plus ou moins récente, que d'autres au contraire ont disparu depuis plus ou moins longtemps ou ont perdu une bonne partie de l'importance qu'ils avaient eue antérieurement, et qu'ainsi la composition de la flore, telle du moins que nous pouvons nous la représenter d'après les données que nous avons recueillies, a subi, au cours des temps géologiques, de très notables modifications. Ces modifications n'ont pas été brusques, comme on l'avait cru jadis, et il n'y a jamais eu de renouvellement intégral de l'ensemble des types végétaux, pas plus que des types animaux ; mais il s'en faut de beaucoup cependant que le mouvement ait été régulier et uniforme, et les changements ont été plus rapides et plus profonds à certaines époques, favorisés sans doute par les transformations qui s'accomplissaient dans la configuration du relief terrestre, et qui se répercutaient sur les conditions d'existence des formes végétales.

C'est ainsi qu'on a pu depuis longtemps distinguer, dans l'histoire de la flore, trois grandes périodes principales : la première, qui correspond à l'ensemble des temps paléozoïques, est caractérisée par une série de types qui semblent s'être éteints pour la plupart au cours de l'époque permienne ou tout au moins de l'époque triasique, tels notam-

ment que les Sphénophyllées, les formes arborescentes d'Equisétinées et de Lycopodinées, et bon nombre de types génériques de Fougères : c'est ce qu'on a appelé *l'ère des Cryptogames vasculaires*, à raison de la prédominance des plantes appartenant à cet embranchement, à côté desquelles les Gymnospermes n'occupent qu'une place fort restreinte. La seconde, qui est *l'ère des Gymnospermes*, embrasse une partie, mais non la totalité des temps secondaires, s'étendant seulement jusqu'à la fin de l'époque jurassique sans comprendre l'époque crétacée ; elle est caractérisée par la prédominance des Cycadinées et des Conifères, les Fougères occupant encore une place appréciable dans la flore, mais ayant perdu beaucoup de leur importance, et les Équisétinées, les Lycopodinées surtout, ne jouant plus qu'un rôle insignifiant. La troisième commence avec l'époque crétacée, caractérisée par l'apparition et le développement des Angiospermes, des Dicotylédones en particulier, qui, absentes jusque-là, ont rapidement conquis le premier rang : c'est *l'ère des Angiospermes*, à laquelle appartient l'époque actuelle.

Si l'on entre dans le détail, on peut, dans chaque période, suivre les modifications qui se sont produites dans la végétation d'une époque à la suivante, parfois d'un étage à l'autre d'un même terrain, et se rendre compte des caractères qui distinguent la flore de chacune de ces époques géologiques, et qui permettent, le cas échéant, de déterminer l'âge d'une formation par l'étude des végétaux fossiles qu'elle contient.

Les couches les plus anciennes de l'écorce terrestre ne renferment malheureusement pas de débris végétaux, non plus qu'animaux, et si l'on a quelquefois attribué une origine végétale aux importants dépôts de graphite du Laurentien du Canada, il est certain qu'on n'a pu relever dans la constitution de ces graphites aucun indice de structure organique susceptible d'être invoqué à l'appui de cette hypothèse.

Les premières plantes reconnaissables qui aient été observées se sont montrées dans le Silurien et ont pu être, sans doute possible, rapportées aux Algues : ce sont, d'abord, dans le Cambrien ou Silurien inférieur du Canada (1), des rameaux articulés, correspondant peut-être à des Siphonées, mais trop imparfaitement conservés pour que l'interprétation n'en demeure pas un peu incertaine. Pareille hésitation n'existe plus pour toute une série d'autres Algues du Silurien proprement dit, rencontrées à différents niveaux tant de l'Ordovicien que du Gothlandien, et dont les unes appartiennent au genre *Nematophycus*, probablement voisin des Laminariées, les autres à divers genres éteints de Siphonées verticillées, faisant partie pour la plupart du groupe des Bornetellées.

Quant aux plantes terrestres, les plus anciennes qui aient été signalées ont été trouvées dans l'Ordovicien ou Silurien moyen de l'Amérique du Nord (2) et consistent principalement en quelques verticilles de feuilles, dont les uns rappellent les *Annularia* et les autres les *Sphenophyllum*, en rameaux attribués aux *Psilophyton*, et en fragments de tiges comparables à certaines Sigillaires sans côtes ; mais des doutes sérieux ont été élevés (3) sur l'interprétation d'une partie au moins de ces empreintes, qui auraient peut-être été prises à tort pour des végétaux, et que je ne mentionne ici que sous toutes réserves.

En revanche, on a recueilli d'assez nombreuses plantes terrestres bien déterminables dans le Dévonien, tout au moins dans ses étages moyen et supérieur. Le Dévonien inférieur n'a fourni en effet que quelques échantillons fort mal conservés, trouvés en Bohème (4), mais dans lesquels

(1) Matthew *a*.
(2) Lesquereux *b*.
(3) Foerste *a*.
(4) Stur *b*.

on peut néanmoins reconnaître des Fougères et des rameaux de Lépidodendrées. Le Dévonien moyen et le Dévonien supérieur sont eux-mêmes, en Europe, assez pauvres en empreintes, et les gisements de l'Irlande, de la Belgique, du Nassau, de la Russie n'ont donné lieu qu'à des récoltes assez peu abondantes et peu variées; mais ces mêmes étages se sont montrés aux Etats-Unis et au Canada relativement riches en végétaux fossiles, et on a pu ainsi obtenir des renseignements assez complets sur la constitution de la flore dévonienne.

Les principaux types de cette flore sont des Fougères, à savoir des Sphénoptéridées, des *Archæopteris*, des *Megalopteris*, des *Adiantites*, quelques *Alethopteris* et *Neuropteris*, avec un petit nombre de tiges de Fougères arborescentes, des *Sphenophyllum*, des Equisétinées, principalement du genre *Archæocalamites*, ainsi que des rameaux d'*Asterophyllites* et d'*Annularia*, des *Psilophyton*, des *Lepidodendron*, et des Cordaïtes ; à quoi il faut ajouter les sporocarpes ou sporanges désignés sous les noms génériques de *Parka* et de *Protosalvinia* et rapportés aux Hydroptérides, et d'assez nombreuses Algues, dont les plus caractéristiques appartiennent au genre *Nematophycus*.

La flore permo-carbonifère, qui fait suite à la flore dévonienne, est l'une des mieux connues, à raison du nombre considérable d'empreintes recueillies dans les exploitations houillères et des renseignements fournis par les gisements de végétaux à structure conservée qui ont été rencontrés à différents niveaux depuis le Culm jusqu'au Permien : les variations qu'a subies sa composition conduisent à y établir trois grandes divisions, correspondant au Culm, au Westphalien et au Stéphanien, la flore permienne n'étant que la suite à peine modifiée de la flore stéphanienne.

La flore du Culm renferme à la fois des types génériques dévoniens, tels que *Archæopteris*, *Megalopteris*,

Adiantites, *Archæocalamites*, et des types houillers, mais elle est surtout caractérisée par diverses espèces de Sphénoptéridées, principalement des genres *Rhodea* et *Diplotmema*, par les *Cardiopteris*, par quelques espèces de *Rhacopteris*, de *Pecopteris*, de *Sphenophyllum*, bien que ces deux derniers genres y soient fort rares, et par certaines formes spécifiques de *Lepidodendron*, dont quelques-unes à cicatrices foliaires disposées en séries verticales très nettes comme celles des Sigillaires, ainsi que par quelques *Ulodendron* et *Bothrodendron*. C'est dans le Culm des Etats Unis qu'ont été rencontrées les premières Salisburiées, représentées par le genre *Whittleseya*.

La flore westphalienne, dont le développement rapide semble avoir eu pour conséquence une prompte élimination des formes spécifiques du Culm, comprend dans son ensemble une très forte proportion de Fougères, parmi lesquelles les Sphénoptéridées, extrêmement abondantes et variées, occupent le premier rang, avec de nombreux *Sphenopteris*, des *Palmatopteris* et un certain nombre de *Diplotmema* ; les *Mariopteris* y constituent l'un des types génériques les plus caractéristiques, de même que les *Lonchopteris*, qui semblent cantonnés dans le Westphalien moyen ; il y a en outre de nombreux *Nevropteris* et *Alethopteris*, et quelques espèces de *Pecopteris*. Les *Sphenophyllum* y sont représentés par plusieurs espèces caractéristiques, destinées à disparaître assez rapidement au début de l'époque stéphanienne pour faire place à d'autres formes du même genre, tandis que parmi les Equisétinées diverses espèces tant d'*Asterophyllites* que de *Calamites*, semblent passer sans modification du Westphalien dans le Stéphanien et jusque dans le Permien. Les Lycopodinées, qui, comme nombre et comme variété, occupent le second rang dans la flore westphalienne, venant immédiatement après les Fougères, comprennent, avec quelques espèces des genres *Ulodendron* et *Bothrodendron*, qui manqueront presque totalement dans le

Stéphanien, diverses formes de *Lepidodendron*, de *Lepidophloios* et surtout une importante série de *Sigillaria*, appartenant presque toutes au groupe des Sigillaires cannelées.

Les Gymnospermes sont représentées par des Cordaïtées, principalement des *Cordaites* et des *Dorycordaites*, et par quelques très rares Salisburiées, à savoir un *Ginkgophyllum* trouvé dans le Westphalien moyen d'Angleterre et un *Saportæa* trouvé dans le Westphalien supérieur du Canada. Il faut citer encore une Cycadinée, du genre *Nœggerathia*, dans le Westphalien de la Bohême.

La flore s'est, d'ailleurs, modifiée d'une manière assez sensible d'un bout à l'autre de l'époque westphalienne : relativement pauvre au début, elle se montre beaucoup plus riche dans le Westphalien moyen, où certaines espèces de la zone inférieure semblent s'éteindre définitivement, tandis qu'on voit apparaître quelques formes spéciales destinées à se développer dans la zone supérieure ; celle-ci est caractérisée notamment par certains *Nevropteris* et *Linopteris*, en même temps que par l'apparition de diverses espèces stéphaniennes, notamment des genres *Pecopteris* et *Odontopteris*, qui se rencontrent dans les couches les plus élevées, tandis que les espèces westphaliennes caractéristiques déclinent peu à peu.

Il y a ainsi passage graduel de la flore westphalienne à la flore stéphanienne. Dans celle-ci les Fougères prennent une prédominance de plus en plus accentuée, les Lycopodinées arborescentes perdant au contraire de leur importance ; parmi les Fougères, ce sont les *Pecopteris* qui dominent, avec des formes arborescentes, dont les tiges sont représentées par les *Caulopteris* et les *Ptychopteris* ; les *Nevropteris* et les *Alethopteris*, si développés dans la flore westphalienne, sont moins fréquents et moins variés, tandis que les *Odontopteris* sont à leur apogée ; il faut mentionner en outre les *Callipteridium*, qui ne s'étaient pas rencontrés dans les couches même les plus élevées du Westphalien supérieur. Parmi les

Lycopodinées, les Lépidodendrées deviennent rares, et les Sigillaires ne sont plus guère représentées que par des espèces sans côtes. En revanche, les Equisétinées arborescentes sont de plus en plus abondantes. Il en est de même des Cordaïtées, avec les genres *Cordaites*, *Dorycordaites* et *Poacordaites* ; les graines de Gymnospermes se montrent particulièrement variées, de manière à donner à penser, ou que nous ne connaissons les organes végétatifs que d'une partie des types qui leur correspondent, ou que les Gymnospermes stéphaniennes offraient moins de diversité dans leur feuillage que dans la constitution de leurs organes reproducteurs. Cependant de nouveaux types font leur apparition, et c'est dans le Stéphanien que se rencontrent les premières Conifères que nous connaissions, représentées notamment par des *Walchia* ; des Cycadinées, des genres *Pterophyllum* et *Plagiozamites*, se montrent à leur tour dans les couches les plus élevées.

Comme dans le Westphalien, les variations de la flore permettent de distinguer plusieurs zones successives, la zone inférieure renfermant encore quelques types westphaliens, notamment un certain nombre de Sigillaires à côtes, la zone moyenne se distinguant par l'absence de ces types wetsphaliens en même temps que par l'abondance et la variété des Cordaïtées et des Fougères, et la zone supérieure étant caractérisée tant par le développement des Calamodendrées que par la présence de quelques espèces non encore observées plus bas et appartenant, entre autres, aux genres *Pecopteris*, *Odontopteris, Nevropteris*, *Sphenophyllum*, *Poacordaites*, qui deviendront plus communes dans le Permien.

On passe ainsi par une transition à peine sensible de la flore du Stéphanien supérieur à la flore permienne, celle-ci ne se distinguant, pratiquement, que parce qu'elle possède en propre le genre *Callipteris*, avec quelques espèces particulières de *Tæniopteris* et de *Walchia*, sans parler des genres *Ginkgo* et *Baiera*, qui ne s'étaient pas montrés encore,

mais qu'on ne rencontre qu'exceptionnellement. A mesure qu'on s'élève, les *Walchia* deviennent de plus en plus abondants, les *Callipteris* de plus en plus variés ; néanmoins l'ensemble de la flore paraît en voie d'appauvrissement, et les différents types génériques caractéristiques de la période houillère déclinent visiblement.

Nous n'avons malheureusement que des indications très incomplètes sur la constitution de la flore de la seconde moitié de l'époque permienne, les couches du Zechstein d'Allemagne ayant seules fourni quelques rares empreintes, fort mal conservées. On a signalé cependant en Russie et au Canada, à l'île du Prince Edouard en particulier (1), des couches à plantes qui semblent correspondre au Permien supérieur, et dont la flore établirait, entre la flore permo-carbonifère et la flore triasique, le passage graduel que nous ne pouvons que soupçonner, ne possédant à son égard aucune donnée positive; mais la flore de ces couches n'a pas encore été étudiée et le peu qu'on en connaît ne permet pas de se faire une idée un peu exacte de sa composition.

Dans ce qui vient d'être dit de la flore paléozoïque, il n'a été question que de ses variations dans le temps ; il convient, avant de passer à la flore triasique, de résumer brièvement ce qu'on sait des différences qu'elle a présentées, à un moment donné, d'une région à l'autre du globe.

Quel que soit le point où on les ait observées, la flore dévonienne et la flore du Culm se sont montrées partout d'une uniformité parfaite, les empreintes recueillies par exemple en Australie ou dans l'Amérique du Sud appartenant aux mêmes types que celles des gisements contemporains de l'Europe, de l'Asie, de l'Amérique du Nord ou des régions arctiques. La flore houillère et la flore permienne apparaissent également semblables à elles-mêmes sur une portion

(1) Bain *a*.

considérable du globe, en particulier sur presque tout l'hémisphère Nord, les gisements des Etats-Unis et du Canada renfermant, aux mêmes niveaux, non seulement les mêmes genres, mais les mêmes espèces, tout au moins comme types essentiels, que ceux de l'Europe et de l'Asie Mineure, et les quelques localisations qu'on a pu constater n'intéressant jamais qu'un petit nombre de formes, généralement assez rares, telles que les *Cingularia*, *Nœggerathia*, *Whittleseya*, dont la présence ou l'absence ne modifie en rien le caractère général de l'ensemble. En Chine, la flore des gîtes charbonneux des provinces septentrionales, qui appartiennent à la formation houillère, est de même conforme dans son ensemble à notre flore stéphanienne supérieure. Dans l'hémisphère Sud on a retrouvé encore, dans l'Afrique australe, au voisinage du Cap la flore westphalienne, et dans la région du Zambèze la flore stéphanienne inférieure ou moyenne, telles exactement que nous les connaissons en Europe.

Une aussi complète identité de végétation permet de conclure à l'identité des conditions climatériques sur tous les points, situés cependant sous des latitudes fort diverses, où ont vécu ces flores houillère et permienne dont la composition a été résumée un peu plus haut. La nature des plantes qui les constituent, les analogies notamment que présentent bon nombre de Fougères houillères avec certaines formes tropicales ou subtropicales, telles que les Marattiacées ou les Fougères arborescentes, l'absence à peu près constante, dans les tiges à structure conservée, de différenciation quelconque entre les couches ligneuses successives, susceptible d'indiquer un arrêt ou un ralentissement de la végétation, permettent de croire, pour la période paléozoïque, à un climat uniforme, chaud et humide, très analogue pour le moins à celui des régions tropicales. Peut-être doit-on, comme on l'a souvent pensé, attribuer cette égalité des conditions climatériques à l'épaisseur plus grande de l'atmosphère terrestre,

et à la présence d'une proportion un peu plus élevée de vapeur d'eau, ne dépassant pas cependant la limite de saturation : il ne semble pas, en effet, que cette atmosphère ait été constamment brumeuse et imparfaitement transparente, ainsi qu'on l'a quelquefois avancé, le développement des cellules en palissade, observé sur les feuilles des plantes houillères dont on a pu étudier la structure, ne permettant pas de penser que ces feuilles n'étaient pas soumises à l'action directe de la lumière (1).

Cette uniformité de climat rend d'autant plus remarquables les différences que présentent, par rapport à nos flores houillère et permienne, les flores contemporaines d'une partie de l'hémisphère austral ainsi que du Sud de l'Asie, et qui se manifestent d'abord en Australie (2). Les couches à plantes ne forment malheureusement pas, dans cette région, une série continue, les dépôts carbonifères y étant principalement des dépôts marins ; mais tandis que le Culm d'Australie renfermait encore une flore semblable à celle du Culm européen, on voit apparaître, dans la Nouvelle-Galles du Sud, à un niveau qui correspond peut-être à la base du Stéphanien, des *Glossopteris*, un *Phyllotheca*, un *Nœggerathiopsis*, associés à quelques types de notre flore houillère, notamment à un *Annularia*. Un peu plus haut, on ne rencontre pour ainsi dire plus de formes qui nous soient familières, si nous ne considérons pas comme telle le genre *Phyllotheca*, à peine entrevu sur un ou deux points au milieu de la flore houillère normale, et l'on n'est plus en présence que de *Glossopteris*, de *Gangamopteris*, de *Nœggerathiopsis*, associés à des *Phyllotheca* et à un petit nombre de Sphénoptéridées et de Conifères : il n'y a ni Aléthoptéridées, ni Névroptéridées, ni Sphénophyllées, ni Lycopodinées arborescentes. Cette flore spéciale, singulièrement peu variée, connue sous

(1) Seward *a*.

(2) Zeiller *s*.

le nom de *flore à Glossopteris*, se retrouve sur plusieurs autres points de l'Australie, en Tasmanie, à Bornéo, dans l'Inde, dans l'Amérique du Sud, dans l'Afrique australe et jusque dans l'Afrique orientale allemande (1), où elle a succédé aux flores westphalienne et stéphanienne reconnues au Cap et au Zambèze. Il y a eu ainsi, à la fin de l'époque houillère et pendant l'époque permienne, deux grandes provinces botaniques bien distinctes, dont on peut jalonner la limite commune au moyen des mélanges de formes qu'on observe sur certains points, dans les gisements les plus septentrionaux de la flore à *Glossopteris* : c'est ainsi qu'on trouve des *Glossopteris* ou des *Gangamopteris* associés dans le Sud du Brésil et dans la République Argentine à des Lépidodendrées, dans l'Inde à des Sphénophyllées et à des Fougères voisines de quelques-uns de nos types permiens, dans le Transvaal à des *Lepidodendron* et à des Sigillaires sans côtes.

Quelques-uns de ces gisements, ceux de l'Inde et de la République Argentine, comprennent en outre certaines formes particulières, *Nevropteridium*, *Schizoneura*, *Rhipidopsis*, *Voltzia*, qui se retrouvent en Europe au sommet du Permien ou à la base du Trias, et dont on peut se demander à laquelle des deux provinces ils appartiennent en propre ; mais la découverte récemment faite par M. Amalitzky, dans les couches les plus élevées du Permien supérieur de Russie, de *Glossopteris* et de *Gangamopteris*, mélangés à des *Callipteris*, des *Tæniopteris*, des *Equisetum* et des *Schizoneura*, indique qu'il y a eu immigration en Europe, vers le milieu ou la fin de l'époque permienne, de types de la flore à *Glossopteris*, et donne à penser que la présence, à la base du Trias européen, de ces genres *Nevropteridium*, *Schizoneura*, *Voltzia*, doit être imputée à cette immigration, et qu'il s'agit

(1) Potonié *f*.

(2) Amalitzky *a* ; Zeiller *x*.

là de types venus avec les *Glossopteris* et ayant subsisté quelque temps, tandis que les *Glossopteris* et les *Gangamopteris* semblent avoir presque immédiatement disparu de nos régions.

Il y a eu, d'ailleurs, échange mutuel de formes végétales entre les deux provinces en question et extension rapide des types propres à notre flore secondaire, car dès l'époque triasique les différences de flore s'effacent presque complètement, et l'on ne remarque plus dans l'Afrique australe, dans l'Inde, en Australie et dans l'Amérique du Sud, qu'un très petit nombre de formes particulières, noyées, avec quelques survivants de la flore à *Glossopteris*, dans un ensemble de types conforme à celui qu'on observe, aux mêmes niveaux, en Europe et aux Etats-Unis.

La flore triasique appartient déjà à l'ère des Gymnospermes par la prédominance des plantes de cet embranchement et par l'absence des formes de Cryptogames vasculaires caractéristiques des époques précédentes ; on y remarque cependant encore, bien que très clairsemés, quelques types de Fougères paléozoïques, notamment des Pécoptéridées du genre *Asterotheca*, et, à ce qu'il semble, quelques Lycopodinées arborescentes, tout au moins une Sigillaire sans côtes (1), qui semble être le dernier représentant de ce groupe, jadis si important. Les Cordaïtées y sont sans doute représentées, elles aussi, les *Yuccites* paraissant, notamment, susceptibles de leur être rapportés. Mais ce sont les autres classes de Gymnospermes qui occupent le premier rang, entre autres des Cycadinées des genres *Zamites*, *Otozamites* et *Pterophyllum*, celui-ci comprenant, du moins dans le Trias supérieur, de nombreuses formes spécifiques, des Salisburiées du genre *Baiera*, et des Conifères des genres *Voltzia*, *Albertia*, *Pagiophyllum*, *Widdringtonites*. Parmi les Cryptogames

(1) Weiss *d*.

vasculaires, les Equisétinées se font remarquer par des formes géantes du genre *Equisetum*, auxquelles s'ajoutent quelques *Schizoneura;* les Fougères comprennent notamment des Pécoptéridées du genre *Oligocarpia*, des Ténioptéridées plus ou moins voisines, les unes des *Danæa*, les autres des *Marattia*, des *Nevropteridium*, cantonnés dans le Trias inférieur, des *Anomopteris* dans le Trias inférieur et moyen, et quelques *Clathropteris* et *Dictyophyllum* dans le Trias supérieur. Telle est du moins la composition, à peu près uniforme, des flores observées dans les gisements triasiques de l'Europe et des Etats-Unis.

Dans la région de la flore à *Glossopteris*, où le Trias se lie intimement au Permien, et où il ne semble pas y avoir de lacune comme en Europe et aux Etats-Unis, les différences sont moins tranchées, mais on voit apparaître, dans la portion supérieure de cette série permotriasique, de nombreuses formes identiques génériquement ou même spécifiquement à celles de la flore triasique européenne, auxquelles se mélangent encore des *Glossopteris*, des *Phyllotheca*, des *Nœggerathiopsis*, et quelques espèces particulières de Fougères, qui semblent n'avoir pas dépassé les limites de la province à *Glossopteris*.

Au sommet du Trias, la flore s'enrichit sensiblement, et les dépôts charbonneux de l'époque rhétienne ont fourni, sur un grand nombre de points du globe, d'abondantes récoltes de végétaux fossiles, comprenant toujours, en Europe, en Perse, en Chine, dans l'Amérique du Nord, dans le Honduras, au Tonkin, au Chili, dans la République Argentine, une forte proportion d'espèces partout identiques à elles-mêmes ; ce sont notamment, parmi les Fougères, des formes à frondes palmées ou pédalées des genres *Laccopteris*, *Dictyophyllum*, *Clathropteris*, des *Tæniopteris*, dont quelques-uns appartenant au genre *Marattia*, des *Ctenopteris;* parmi les Hydroptérides, des *Sagenopteris;* parmi les Cycadinées, des *Cycadites*, des *Podozamites*, des *Otozamites*, des *Pterophyllum*,

des *Pterozamites*, des *Anomozamites*, des *Nilssonia*; parmi les Salisburiées, des *Baiera* et des *Czekanowskia*; parmi les Conifères, des *Brachyphyllum*, des *Cheirolepis*, des *Sphenolepidium*, et principalement des *Palissya*.

Quelques *Glossopteris* se montrent encore au milieu de cette flore dans les gîtes charbonneux de la Chine méridionale et du Tonkin, et dans ces derniers l'on observe également des *Nœggerathiopsis*; mais on peut dire que, dans son ensemble, la flore est redevenue aussi uniforme, du moins à bien peu près, qu'elle l'était à l'époque du Culm, avant la constitution de la province à *Glossopteris*.

La flore liasique n'est que la continuation de la flore rhétienne, à cela près que certains types, de Fougères notamment, tels que les *Clathropteris*, y deviennent rares et ne tardent pas à disparaître, tandis que d'autres au contraire s'y développent davantage, comme les *Cladophlebis* et les *Thinnfeldia*, ou y font leur apparition, tels que *Ctenis* et *Klukia*, tels encore que certains genres actuellement vivants, *Danæa*, *Osmunda*, *Gleichenia*, *Dicksonia*, qui n'avaient pas été reconnus plus bas.

Dans la flore oolithique, les Fougères, qui étaient assez largement représentées dans le Lias et surtout dans le Rhétien, paraissent tenir une place moins importante, bien qu'aux genres reconnus dans ces deux étages, et dont la plupart persistent jusqu'à la fin de l'époque jurassique, s'ajoutent quelques formes génériques spéciales, comme *Scleropteris*, *Stachypteris*, *Lomatopteris*, *Cycadopteris*. Les Equisétinées figurent encore avec des Prèles géantes, et avec quelques espèces de *Phyllotheca*, observées notamment en Italie et en Sibérie. Les Cycadinées comprennent les mêmes genres que dans le Rhétien et le Lias, mais les *Zamites* et les *Otozamites* sont particulièrement nombreux et variés. Les Salisburiées jouent elles-mêmes un rôle appréciable, avec les genres *Ginkgo, Baiera*, *Czekanowskia*. Enfin, les

principales Conifères oolithiques sont des *Pagiophyllum*, des *Brachyphyllum*, des *Palæocyparis*, à côté desquels il convient de citer quelques espèces des genres vivants *Araucaria* et *Widdringtonia*. En dehors des gisements européens, on a observé sur un grand nombre de points, notamment au Spitzberg, en Sibérie, au Japon, dans l'Inde, en Australie, au Sud de l'Afrique, les mêmes formes végétales, associées de la même manière, dénotant encore une remarquable uniformité de la flore et, à ce qu'il semble, des conditions climatériques. Quelques genres cependant paraissent avoir été plus ou moins étroitement cantonnés, comme les *Ptilophyllum* dans l'Inde ou les *Ginkgodium* au Japon ; et peut-être le fait que l'on n'a pour ainsi dire pas observé de débris d'Abiétinées en dehors des gisements les plus septentrionaux, tels que le Rhétien de Scanie et le Jurassique du Spitzberg ou de la Sibérie, indiquerait-il un commencement de différenciation des climats et de refroidissement des régions boréales ; cela semble toutefois peu admissible, étant donné que les autres végétaux jurassiques des mêmes gisements ne diffèrent en rien de ceux qu'on rencontre aux latitudes plus basses, et que ce qu'on sait de la constitution de la flore infracrétacée des régions arctiques ne vient nullement à l'appui de cette idée.

La flore infracrétacée offre en effet, d'après les données fournies par les divers gisements explorés, une composition à peu près uniforme partout, et indépendante de la latitude : elle renferme de nombreuses Fougères, dont une partie ont été reconnues pour appartenir à des genres vivants, tels que *Osmunda*, *Aspidium*, *Asplenium*, *Thyrsopteris*, *Gleichenia*, ce dernier notamment largement représenté au Groënland ; des Cycadinées, appartenant, les unes à des genres déjà rencontrés précédemment, mais dont quelques-uns, comme *Otozamites*, *Anomozamites*, *Nilssonia*, ne s'élèveront pas plus haut, d'autres à des types génériques particuliers comme *Glossozamites*, d'autres encore appartenant

à des genres vivants ou s'en rapprochant, comme *Zamia* et *Zamiophyllum*. Les Conifères y sont nombreuses, avec les genres *Pagiophyllum*, lequel a dans cette flore ses derniers représentants, *Frenelopsis*, *Sphenolepidium*, *Sequoia*, *Glyptostrobus*, *Torreya*, *Nageiopsis*, celui-ci particulier à l'Infracrétacé; les Abiétinées, surtout du genre *Pinus*, commencent à se montrer assez répandues et variées, particulièrement dans les couches les plus élevées, dans l'Albien.

Sauf les variations secondaires dues aux différences de niveau, on a retrouvé ces mêmes types à peu près partout, dans le Wealdien d'Angleterre et d'Allemagne, en France, en Belgique, en Portugal, aux Etats-Unis, au Groënland, au Japon; mais dans quelques-uns de ces gisements on a observé en outre des Angiospermes, et particulièrement des Dicotylédones, d'abord très rares et très clairsemées, puis devenant plus fréquentes et plus variées à mesure qu'on s'élève : il en est ainsi au Groënland, et surtout au Portugal et aux Etats-Unis, dans l'Etat de Virginie, où de nombreuses empreintes de Dicotylédones ont été rencontrées, les unes susceptibles d'être rapportées à des genres vivants, tels entr'autres que *Populus*, *Salix*, *Casuarina*, *Ficus*, *Laurus*, *Sassafras*, *Sterculia*, d'autres rappelant beaucoup certains types vivants, mais d'identification encore un peu incertaine, comme *Menispermites*, *Sapindopsis*, *Celastrophyllum*, *Cissites*, *Vitiphyllum*, *Araliophyllum*.

Dans le Crétacé proprement dit, les types actuellement vivants se développent de plus en plus, tandis que ceux qui sont aujourd'hui éteints n'occupent plus qu'une place restreinte dans la flore. Parmi ces derniers, on peut citer les *Podozamites*, les *Zamites*, les *Baiera*, observés en plus ou moins grande abondance dans les formations précédentes et qui ne dépassent pas le sommet du Crétacé; d'autres paraissent propres au Crétacé moyen ou supérieur, comme les *Krannera*, qui se rattachent peut-être aux Cordaïtées, dont

ils seraient les derniers représentants, comme les *Weichselia* parmi les Fougères, comme les *Cunninghamites*, les *Moriconia*, les *Geinitzia* parmi les Conifères, comme les Crednériées, ou du moins la majeure partie d'entre elles, parmi les Dicotylédones. Bon nombre des genres actuels font à leur tour leur apparition dans cette flore crétacée, les uns dans le Cénomanien, d'autres dans le Turonien, le Sénonien ou le Danien : il suffit de rappeler, parmi les plus importants, les genres *Cycas*, *Podocarpus*, *Betula*, *Fagus*, *Quercus*, *Juglans*, *Myrica*, *Artocarpus*, *Platanus*, *Liriodendron*, *Persea*, *Cinnamomum*, *Acer*, *Ilex*, *Liquidambar*, *Hedera*, *Cornus*, *Nerium*, *Viburnum*. Il faut citer encore d'assez nombreux Palmiers, dont une partie très voisins, à ce qu'il semble, de formes vivantes, à en juger d'après les fruits de Cocoïnées observés dans le Cénomanien inférieur de l'Argonne.

Un fait digne de remarque est la présence dans cette flore crétacée, aussi bien dans les gisements d'Europe et des Etats-Unis que dans ceux d'Australie, de certains types génériques propres aujourd'hui à l'hémisphère austral, et parmi lesquels le genre *Eucalyptus* est à la fois l'un des plus caractéristiques et l'un de ceux dont la détermination est le plus certaine ; il semble bien qu'on doive mentionner, en outre, des Protéacées, ainsi que d'autres Myrtacées, appartenant à des genres tels que *Leptospermum* ou *Callistemon* ou à des formes très voisines.

Quelques-uns de ces types se sont sans doute maintenus dans nos régions pendant une partie au moins de l'époque éocène ; mais on ne saurait conclure de leur seule présence que notre flore crétacée et notre flore éocène aient eu, comme on l'avait soutenu jadis, un caractère australien, les déterminations sur lesquelles on s'appuyait pour leur attribuer un tel caractère ayant été, au moins pour une bonne part, reconnues inexactes, ainsi qu'il a été dit plus haut.

Il semble bien que les climats aient commencé à se dessi-

ner vers la fin de l'époque crétacée, à en juger par les quelques différences qui se manifestent çà et là dans la composition de la flore, suivant les latitudes : c'est ainsi que dans le système de Laramie, qui établit, dans la région occidentale de l'Amérique du Nord, un passage entre le Crétacé et le Tertiaire, on remarque, aux mêmes niveaux, que des types comme les Palmiers, les *Ficus*, les *Cinnamomum*, se rencontrent de préférence sous des latitudes plus basses que certains autres types génériques, tels que *Populus* ou *Corylus*, qui paraissent cantonnés dans les gisements plus septentrionaux. Ce mouvement de différenciation, une fois commencé, s'est graduellement accentué pendant la période tertiaire, de sorte qu'il n'est plus guère possible, à partir de ce moment, de parler pour la flore de caractères généraux : on est même parfois quelque peu embarrassé pour déterminer l'âge relatif des flores observées sous des latitudes différentes, les formes qui se rencontrent à un moment donné sous une certaine latitude se retrouvant un peu plus tard, par suite de l'abaissement de la température, sous une latitude plus basse. Un examen plus attentif a montré notamment qu'une partie au moins des couches à plantes des régions arctiques classées primitivement par O. Heer comme miocènes, d'après la similitude de leurs flores avec la flore miocène de la Suisse ou de l'Allemagne, appartenaient en réalité à un niveau un peu plus ancien, c'est-à-dire à l'Éocène ou à la base de l'Oligocène, et que les types végétaux qui constituent ces flores étaient peu à peu descendus vers le Sud, au fur et à mesure du changement des conditions climatériques. Il serait impossible de suivre ici dans le détail, région par région et niveau par niveau, ces modifications graduelles de la flore qui ont abouti finalement à l'état de choses actuel : aussi me bornerai-je à résumer rapidement pour chacune des grandes divisions de l'époque tertiaire, les traits principaux de la flore, en m'attachant spécialement aux faits observés dans nos régions.

La flore éocène, telle qu'elle se montre, par exemple, dans le bassin parisien, dans l'Ouest de la France, ou en Angleterre, a encore un caractère franchement tropical, avec des Fougères arborescentes, des *Lygodium*, des *Aneimia*, de nombreuses Artocarpées, Lauracées, Sterculiacées, Tiliacées, Légumineuses, Araliacées, affines à des formes appartenant aux régions chaudes du globe ; elle comprend en outre un certain nombre de types éteints, tels notamment que *Dryophyllum*, *Mac-Clintockia*, *Dewalquea;* mais on y remarque aussi quelques formes, notamment des genres *Quercus*, *Alnus*, *Betula*, *Populus*, *Laurus*, *Vitis*, *Hedera*, *Viburnum*, plus ou moins voisines d'espèces actuellement indigènes dont elles représentent peut-être la souche.

A l'époque oligocène, sur la flore de laquelle les fleurs conservées dans l'ambre de l'Allemagne du Nord ont fourni de précieux renseignements, les types des régions chaudes sont encore sensiblement prédominants : les Palmiers, notamment, y sont très nombreux et très variés, se montrant jusque dans le Nord de l'Allemagne, et offrant dans le Sud de la France, mais surtout en Ligurie, une remarquable richesse de formes. Quelques types éteints, déjà entrevus dans l'Eocène, et qui se retrouveront encore dans le Miocène, sont particulièrement développés à cette époque, tels que les genres *Doliostrobus*, *Rhizocaulon*, *Anœctomeria*. Mais, à côté de ces formes destinées à disparaître, celles qui se rattachent à des types encore vivants, exotiques ou indigènes, deviennent de plus en plus nombreuses : on peut citer notamment, les Conifères des genres *Callitris*, *Glyptostrobus*, *Taxodium* et *Sequoia*, les espèces actuelles de ces deux derniers genres en particulier ne différant pour ainsi dire par aucun caractère, surtout en ce qui concerne les *Taxodium*, de leurs congénères de la flore oligocène ; on peut mentionner également une ou deux Cycadinées, les dernières de nos régions ou peu s'en faut, certaines Liliacées,

divers Palmiers, plusieurs Cupulifères, Lauracées, Nymphéacées, Anacardiacées, Sapindacées, Araliacées, Ericacées, Styracées, Oléacées, Bignoniacées, directement alliées à des espèces actuellement vivantes, mais qui habitent aujourd'hui d'autres régions, bien qu'appartenant encore pour la plupart à l'hémisphère boréal. Mais, ce qu'il est le plus intéressant de noter, ce sont les liens manifestes qui existent entre plusieurs des espèces oligocènes et certaines de nos espèces indigènes actuelles, appartenant entre autres aux genres *Juniperus*, *Alnus*, *Ostrya*, *Fagus*, *Populus*, *Salix*, *Ulmus*, *Laurus*, *Pistacia*, *Acer*, *Rhamnus*, *Styrax*, *Olea*, *Fraxinus*, qui semblent n'avoir pas sensiblement varié et ne s'être pour ainsi dire plus déplacées depuis lors.

La flore miocène ne diffère de la flore oligocène que par l'élimination graduelle d'une partie des types le plus nettement tropicaux, auxquels se substitue une proportion croissante de types à feuilles caduques, et en particulier de formes affines à celles qui vivent aujourd'hui sous nos climats : on peut citer en particulier, parmi les plus importants, les Chênes des sections *Robur*, *Toza* et *Infectoria*, qui n'avaient pas encore été rencontrés plus bas.

Dans son ensemble, la flore miocène rappelle surtout la flore nord-américaine actuelle, qui en représente en quelque sorte la continuation, l'Europe et l'Amérique du Nord ayant été peuplées à bien peu près des mêmes végétaux, et la disparition du sol de l'Europe d'une bonne partie d'entre eux paraissant pouvoir être imputée à la limitation de notre continent par la Méditerranée, qui ne leur a pas permis de se réfugier, lors du refroidissement glaciaire, à des latitudes plus basses pour venir ensuite se réinstaller sur les points où le réchauffement du climat leur aurait depuis lors permis de se maintenir.

A l'époque pliocène, le mouvement vers le Sud des types

tropicaux ou subtropicaux s'accentue de plus en plus, l'ensemble de la flore conservant, d'ailleurs, un caractère marqué de ressemblance avec la flore de l'Amérique du Nord ; on trouve bien encore dans nos régions, surtout dans le Sud de la France, nombre de types de régions plus chaudes, tels notamment que des Palmiers, des Sterculiacées, et certaines Lauracées ou Fougères identiques à des espèces canariennes actuelles ; mais le trait essentiel de la flore pliocène réside dans l'association à ces formes subtropicales et à d'autres formes exotiques de régions tempérées, d'un nombre croissant d'espèces indigènes actuelles ou de formes si voisines qu'à peine peut-on les considérer comme des variétés. Je mentionnerai, comme exemple d'associations de ce genre, celles qu'on a reconnues dans les cinérites du Cantal (1), où l'on trouve l'*Abies pectinata* ou une forme très voisine, l'*Alnus glutinosa,* le Chêne rouvre, le Hêtre, le Peuplier tremble, la Vigne, en mélange avec des Lauracées des genres *Sassafras*, *Oreodaphne*, *Benzoin*, avec un *Sterculia*, et avec diverses espèces, les unes caucasiennes, appartenant par exemple aux genres *Zelkova* et *Pterocarya*, les autres japonaises, appartenant entre autres aux genres *Bambusa* et *Acer*.

Des observations analogues à celles qui viennent d'être résumées ont été faites sur tous les points de l'hémisphère boréal où l'on a recueilli des végétaux tertiaires, attestant partout cette même marche continue vers le Sud, preuve d'un refroidissement graduel du climat, et la comparaison de ces flores successives avec celles qui leur ressemblent le plus aujourd'hui à la surface du globe a permis de se faire une idée au moins approchée de la valeur de ce refroidissement : c'est ainsi que Heer et Saporta (2) ont été amenés à

---

(1) Saporta *d*.

(2) Heer *d* ; Saporta *e*.

admettre pour nos régions une température moyenne annuelle d'environ 25° à l'époque éocène, de 20° à 22° à l'époque miocène, de 17° à 18° à l'époque pliocène. Heer a cherché en outre, d'après la comparaison des flores tertiaires observées sur divers points de la zone arctique, à la Nouvelle-Zemble, au Spitzberg, en Islande, au Groënland, à la Terre de Grinnell, à la Terre de Banks, au voisinage de l'embouchure du Mackenzie, et dans l'Alaska, flores qu'il regardait comme contemporaines et classait comme miocènes, à se rendre compte de la répartition des températures autour du pôle, et il a montré que les lignes isothermes tracées d'après ces observations ne s'écartaient pas plus des parallèles géographiques que ne s'en écartent les isothermes actuelles, les courants marins, la distribution relative des terres et des eaux pouvant expliquer les quelques déviations constatées sur certains points. On s'est demandé cependant si un relèvement de la température moyenne, si prononcé qu'il fût, suffisait à justifier la présence de ces végétaux à des latitudes aussi élevées, surtout en ce qui concerne la Terre de Grinnell, où l'on a observé, par 81° 44′ de latitude, une flore renfermant Sapins, Cyprès chauve, Roseaux, Bouleaux, Coudrier, Peuplier, Saule, Orme, *Nymphæa*, Tilleul et Viorne (1), laquelle semble difficilement compatible avec la basse température hivernale qui doit résulter d'une nuit de quatre à cinq mois.

D'autre part, quelques anomalies ont été relevées sur certains points, principalement au Japon, où la flore de Mogi (2), qui paraît correspondre au sommet du Pliocène, dénoterait, à l'inverse de ce que l'on constate ailleurs à la même époque, une température plus basse que celle qui règne aujourd'hui dans le pays. Faisant appel, pour expliquer une telle discorcordance, à l'hypothèse soutenue par Neumayr, d'un dépla-

(1) Heer *l. c.*

(2) Nathorst *l. c.*

cement du pôle géographique, M. Nathorst avait fait remarquer que, si le pôle avait été plus rapproché du Nord-Est de l'Asie, il en serait résulté pour le Japon un refroidissement du climat, tandis que les régions du Groënland, du Spitzberg et du Nord de l'Europe auraient au contraire bénéficié d'un abaissement de latitude, grâce auquel la présence des flores qu'on y a reconnues n'aurait plus rien eu de bien surprenant. Mais si une telle hypothèse rendait compte d'une manière satisfaisante, au moins en apparence, de la plupart des faits observés, elle était mécaniquement peu admissible, et de plus elle s'est trouvée contredite par les observations faites sur la flore tertiaire de la Nouvelle-Sibérie (1), qui dénote un climat au moins tempéré, alors que les îles de la Nouvelle-Sibérie auraient été, dans ce cas, beaucoup plus rapprochées du pôle qu'elles ne le sont actuellement ; il en eût été de même, au surplus, bien qu'à un moindre degré, de la région de l'Alaska, dont la flore fossile ne diffère pour ainsi dire pas de celle du Groënland. Les anomalies eussent donc été, avec cette hypothèse, beaucoup plus graves qu'avec celle de l'invariabilité du pôle, seule d'accord avec les théories de la mécanique céleste, et à laquelle les observations de Heer apportent en réalité une remarquable confirmation. La constitution de la flore de Mogi semble d'ailleurs pouvoir s'expliquer, soit par des modifications locales de relief, soit en admettant pour elle une date un peu plus récente que le Pliocène, et considérant le refroidissement qu'elle dénote comme un indice de l'approche de l'époque glaciaire.

Quant à la présence au Spitzberg, au Groënland, à la Terre de Grinnell surtout, de végétaux tels que ceux qu'on y a observés, on a mis en avant, pour en rendre compte, l'hypothèse d'une condensation moins avancée de l'astre central, par suite de laquelle, le soleil ayant encore un diamètre apparent considérable, les nuits polaires auraient été sup-

---

(1) Schmalhausen *d.*

primées ou tout au moins notablement réduites ; mais il paraît impossible d'admettre que le soleil, dont l'évolution est nécessairement des plus lentes à raison même de sa masse, ait pu être, à une époque relativement aussi rapprochée de la nôtre, soit qu'on la rapporte au Miocène ou à l'Eocène, tellement différent de ce qu'il est aujourd'hui.

Il semble donc, en fin de compte, qu'il faille s'en tenir uniquement, comme explication des faits constatés, à l'élévation plus grande de la température moyenne annuelle, imputable peut-être, comme il a été dit plus haut, à une épaisseur plus forte de l'atmosphère terrestre, et admettre qu'à ces latitudes élevées les hivers étaient encore assez modérés et surtout les étés assez chauds pour permettre à la végétation arborescente de s'y maintenir, ainsi qu'elle le fait d'ailleurs aujourd'hui dans le Nord de la Sibérie.

Il peut être intéressant, avant de résumer ce qu'on connaît de la flore quaternaire, de mentionner encore les observations faites sur les flores tertiaires de quelques points situés soit dans l'hémisphère austral, soit à peu de distance au-dessus de l'équateur, tels que Sumatra, Java, Bornéo, la Colombie, l'Equateur, la Bolivie, le Chili, la Terre de Feu et l'Australie.

Au voisinage de l'équateur on a recueilli en général, à des niveaux d'ailleurs assez mal précisés pour la plupart, des formes tropicales visiblement affines à celles qui peuplent aujourd'hui les mêmes régions : les flores tertiaires de l'Equateur et de la Colombie, sur lesquelles M. Engelhardt (1) a publié des renseignements détaillés, paraissent notamment très analogues aux flores tropicales ou subtropicales actuelles de l'Amérique du Sud et fort différentes, dans leur ensemble, des flores tertiaires de l'hémisphère boréal. Il en est de même en Bolivie, où l'on a toutefois constaté des modifica-

(1) Engelhardt c.

tions sensibles des conditions climatériques locales comparativement à l'état de choses actuel, la flore des tufs volcaniques du Cerro de Potosi (1) comprenant, sinon des arbres, tout au moins des arbustes et des plantes ligneuses buissonnantes, alors que l'on ne rencontre plus aujourd'hui sur les mêmes lieux qu'une végétation désertique, composée de plantes herbacées.

Plus au Sud, au voisinage de Concepcion, les couches éocènes ou oligocènes du Chili ont offert une riche série de plantes (2), très voisines pour le moins de celles qui peuplent aujourd'hui les Antilles et les régions chaudes de l'Amérique centrale et de l'Amérique du Sud, et appartenant pour la plupart à des types génériques qu'on ne voit pas figurer dans nos dépôts tertiaires de l'hémisphère boréal ; mais elles prouvent, comme leurs contemporaines de nos régions, que le climat était alors, à de telles latitudes, sensiblement plus chaud qu'aujourd'hui et qu'au fur et à mesure de l'abaissement de la température moyenne les formes tropicales ont dû se rapprocher peu à peu de l'équateur.

Enfin à la pointe extrême de l'Amérique du Sud, il a été observé, dans les dépôts tertiaires de la Terre de Feu (3), appartenant probablement à l'époque oligocène, une flore comprenant principalement des formes variées de Hêtre, dont quelques-unes affines à nos formes de l'hémisphère boréal, au *Fagus sylvatica* ou au *F. ferruginea*, mais le plus grand nombre appartenant au groupe des *Nothofagus*. La prédominance de ces types propres à la flore actuelle de l'hémisphère austral est d'autant plus intéressante qu'à peu de distance au Nord-Ouest, non loin de Santa-Cruz, les couches crétacées du Sud de la Patagonie renferment (4) une

(1) Engelhardt *b*.
(2) Engelhardt *a*.
(3) Dusen *a*.
(4) Kurtz *c*.

flore identique, ou à bien peu près, à celle du Cénomanien des Etats-Unis.

En Australie et en Nouvelle-Zélande, les couches tertiaires ont, de même que les couches crétacées supérieures, offert à C. von Ettingshausen (1) un ensemble de types qui lui a paru différer sensiblement de la flore actuelle de ces mêmes pays, en ce sens qu'on y remarquerait un bon nombre de formes affines à celles de l'hémisphère boréal associées à des formes propres à la région australienne ; celles-ci semblent cependant prédominantes, et les Hètres notamment y appartiendraient presque tous à la section des *Nothofagus*, quelques-uns d'entre eux offrant, il est vrai, des caractères intermédiaires entre ceux-ci et les *Eufagus*. Il paraît toutefois difficile, étant donné la conservation visiblement imparfaite des échantillons recueillis, de préciser les affinités de la plupart de ces empreintes, et de tirer de l'examen de ces flores fossiles australiennes des conclusions définitives. Il en est de même en ce qui concerne les échantillons, trop peu nombreux, recueillis dans le Crétacé de la Nouvelle-Calédonie. Il semble cependant qu'à l'époque crétacée tout au moins il n'y ait pas eu encore, entre ces régions et les nôtres, de différences de flores bien tranchées, et C. von Ettingshausen était arrivé à cette idée que toutes les flores actuelles étaient dérivées, par de simples diversifications locales, d'une flore unique (2) qui, à une époque en somme assez peu éloignée de la nôtre, se serait étendue à peu près sur toute la surface émergée du globe et dont certains types se seraient développés et multipliés dans certaines régions tandis qu'ils se seraient éteints dans d'autres, les formes australiennes, par exemple, disparaissant peu à peu de l'hémisphère boréal et devenant au contraire prédominantes en Australie.

Il est certain que l'uniformité de la flore jurassique sur

---

(1) Ettingshausen *c*, *d*, *g*.

(2) Ettingshausen *f*.

les divers points, malheureusement trop peu nombreux, où on l'a observée semble plaider en faveur d'une telle hypothèse; mais nous possédons trop peu de renseignements sur cette flore et sur celle de l'époque crétacée pour pouvoir affirmer que certains types n'aient pas été, dès le début, plus ou moins localisés; et s'il y a eu dans chacun des deux hémisphères, ainsi que cela semble établi par une série d'observations concordantes, descente graduelle vers l'équateur des formes végétales cantonnées tout d'abord sous des latitudes plus élevées, il n'y a pas lieu de s'étonner des différences que l'on constate aujourd'hui entre des types venus, les uns des régions arctiques, les autres des régions antarctiques; tout au moins les observations de M. Engelhardt sur les flores tertiaires de l'Amérique du Sud font-elles ressortir de très notables dissemblances entre elles et les flores tertiaires de l'hémisphère boréal, et tendent-elles à faire attribuer aux unes et aux autres des origines différentes. Au surplus, nous ne possédons actuellement que des données trop incomplètes et trop incertaines pour pouvoir, du moins en ce qui concerne les régions tropicales et l'hémisphère austral, discuter utilement une semblable question et nous faire une idée des tranformations qu'ont subies depuis le milieu des temps secondaires la constitution de la flore et la répartition des types végétaux.

Dans l'hémisphère boréal, nous avons vu la flore se maintenir à peu près la même en Europe et en Amérique, au moins dans ses grands traits, jusque vers l'époque pliocène, et il semble, ainsi qu'il a été dit, que ce soit au refroidissement glaciaire et à la configuration du continent européen qu'il faille imputer la disparition de la plupart des types nord-américains de notre flore tertiaire. Les formes caucasiennes et japonaises observées dans nos dépôts pliocènes indiquent d'ailleurs une remarquable similitude de flore entre le continent européen et le continent asiatique

jusqu'en Extrême Orient, et c'est encore à l'invasion glaciaire que doit être imputée, suivant toute vraisemblance, la différenciation qui s'est produite depuis lors, les formes éliminées d'une région n'ayant pu y revenir plus tard, à raison des obstacles climatériques qui s'opposaient à leur passage, par suite de la configuration du relief, et les stations abandonnées par elles ayant été occupées par de nouvelles formes contre lesquelles il leur eût été peut-être difficile de lutter.

Les restes de végétaux fossiles observés sur divers points dans les dépôts quaternaires ont permis, d'ailleurs, de saisir sur le fait quelques-uns au moins de ces déplacements des types végétaux, qui ont abouti finalement à la répartition que ceux-ci affectent aujourd'hui. C'est ainsi que, sur un grand nombre de points, on a rencontré, dans des tufs ou dans des tourbes, des restes de la flore des régions arctiques ou montagneuses qui vivait au voisinage des glaciers, et comprenait notamment le *Dryas octopetala*, accompagné d'ordinaire d'une série plus ou moins nombreuse de Saules du groupe des *Glaciales*, parmi lesquels le *Salix polaris* est le plus caractéristique : on en a observé des témoins en Suède et en Norvège, et jusqu'en Saxe, jalonnant la limite des glaces descendues du Nord, ainsi qu'autour du massif alpin, marquant les points extrêmes atteints par les glaciers lors de leur extension maxima. A plus grande distance de ceux-ci, on reconnaît simplement, comme dans certains lignites de l'Est de la France (1) une flore forestière de régions froides, avec Mélèze, Epicea, et Pin de montagne.

Mais après une première extension des glaces, celles-ci se sont retirées pendant un certain temps pour faire ensuite un retour offensif, et cette période de retrait, connue sous le nom de période interglaciaire, a été marquée par un réchauffement notable de la température, grâce auquel différents types

(1) Fliche *d*.

végétaux ont pu vivre sur des points où ils n'existent plus aujourd'hui : c'est ce que l'on constate notamment dans beaucoup de dépôts tourbeux de l'Allemagne du Nord, du Danemark, de la Russie centrale, où, à une flore composée d'abord principalement de Pins, de Trembles et de Bouleaux, succède une flore plus chaude comprenant entre autres le Noisetier, le Charme, le Chêne, le *Tilia platyphylla* qui n'habite plus les mêmes lieux, l'Erable champêtre et le Houx; en même temps vivaient dans les eaux où se déposaient les débris de cette flore le *Nymphæa alba* et un *Brasenia* probablement identique au *Br. purpurea* actuel (1). C'est vraisemblablement à la même époque que correspondent les tufs des environs de Paris et du Nord-Est de la France (2), où l'on observe le *Ficus carica*, le *Buxus sempervirens*, l'*Acer opulifolium*, le *Cercis siliquastrum*, associés à des Saules et à l'Erable Sycomore, dénotant un climat un peu plus chaud, mais surtout plus humide et plus égal qu'aujourd'hui, par suite duquel on constate en Provence des associations presque identiques, le *Tilia platyphylla* et l'Orme de montagne s'y montrant dans certains tufs à côté du Laurier des Canaries et du Figuier.

Sur d'autres points, dans le Tyrol et sur le versant Sud des Alpes (3), on a observé, associées dans les dépôts interglaciaires à des espèces vivant encore sur les mêmes lieux ou tout au moins dans la même région, des espèces de la flore pontique ou caucasienne, comme le *Rhododendron ponticum* et l'*Acer insigne*, que la deuxième époque glaciaire a fait disparaître sans retour.

Des faits du même genre, bien que moins frappants, ont été reconnus également dans diverses autres régions de l'Europe, en Hongrie, en Italie, bien qu'en Italie, à raison de

---

(1) NEHRING *a* ; C.-A. WEBER *a* ; ANDERSSON *b*.

(2) FLICHE *a*, *d* ; BLEICHER et FLICHE *a*.

(3) WETTSTEIN *a* ; FISCHER *b*.

la latitude plus basse, l'influence de l'extension glaciaire ait été fort atténuée et le réchauffement interglaciaire à peine appréciable.

En Norvège et en Suède (1), l'époque glaciaire n'a pas subi d'interruption, le retrait interglaciaire n'ayant pas atteint des latitudes aussi élevées, et il n'a pas pu être fait de constatations analogues ; mais l'étude des niveaux successifs de tourbes ou de tufs a permis du moins de suivre étape par étape les changements de végétation qui se sont accomplis depuis l'époque glaciaire jusqu'à l'époque actuelle : c'est ainsi qu'à la flore à *Dryas* et à *Salix polaris* succède une flore de Bouleaux marquant l'établissement des premières forêts et caractérisée par la prédominance du *Betula odorata*, puis une flore de Pins, à laquelle sont venus s'ajouter plus tard le Tilleul commun, le Noisetier, et quelques autres essences accusant une température moyenne légèrement supérieure à celle d'aujourd'hui. Ensuite est venu le Chêne, auquel s'est ultérieurement substitué le Hêtre, par suite d'un refroidissement graduel de la température, et enfin est arrivé l'Epicéa, qui occupe aujourd'hui une si large place dans la végétation forestière de la Scandinavie.

Dans nos régions, les variations climatériques consécutives à l'époque glaciaire ont été moins accentuées, mais l'influence de la deuxième invasion glaciaire est attestée par la présence, à la base de certaines tourbes de la Lorraine, de la Champagne et de la vallée de la Somme, du Pin sylvestre, accompagné de Saules de stations froides ou d'autres végétaux dénotant également un abaissement de la température. Celle-ci s'est ensuite relevée, vraisemblablement à l'époque néolithique, et le Hêtre est venu remplacer le Pin, sans qu'on puisse, malgré quelques alternances de sécheresse et d'humidité, saisir depuis lors dans la végétation de modifications bien sensibles.

---

(1) Andersson *a* ; Blytt *a* ; Nathorst *l*.

Aux États-Unis et au Canada, l'étude de la flore quaternaire a révélé des faits semblables, montrant, bien que d'une façon peut-être moins accusée, la répétition des mêmes vicissitudes qu'en Europe. Ainsi, dans l'un comme dans l'autre continent, à l'invasion des végétaux de régions froides correspondant à la période glaciaire, a succédé leur recul vers le Nord et leur remplacement par d'autres types venus du Sud, lesquels ne se sont définitivement établis qu'à une date relativement très récente à la place où nous les voyons aujourd'hui.

CONSIDÉRATIONS FINALES

Il est permis, comme suite aux aperçus qui viennent d'être donnés sur les formes végétales qui se sont succédé à la surface du globe, de se demander si, de l'ordre dans lequel elles ont apparu, de l'étude de leurs affinités réciproques, il est possible de tirer quelque enseignement sur la question de leur origine, c'est-à-dire des liens génétiques qui peuvent exister entre elles et les rattacher les unes aux autres. Nous ne possédons sans doute sur la composition des flores antérieures à l'époque actuelle que des renseignements fort incomplets, les couches à végétaux fossiles ne constituant que des herbiers partiels, où manquent vraisemblablement bon nombre de types intéressants ; cependant ces herbiers partiels sont assez multipliés et assez riches, tout au moins à certaines époques, et la composition en est assez concordante pour que nous soyons en droit d'accorder quelque confiance aux documents qu'ils renferment et aux indications, même négatives, qu'ils nous fournissent, l'absence constante de certains types jusqu'à une date donnée, à partir de laquelle ils ne cessent plus de se montrer, pouvant difficilement être mise sur le compte d'une lacune fortuite dans la série des matériaux recueillis. Aussi, sans vouloir nier la possibilité de découvertes ultérieures, susceptibles de modifier grandement les connaissances actuellement acquises, devons-nous en considérer la probabilité comme très réduite, et sommes-nous fondés à admettre que nous avons sous les yeux un

tableau suffisamment fidèle du développement de la vie végétale. Or il semble bien, au premier coup d'œil, que ce développement se soit accompli suivant une marche progressive à peu près régulière, les végétaux inférieurs se montrant les premiers, les Cryptogames vasculaires occupant ensuite le premier rang, les Gymnospermes devenant à leur tour prédominantes, les Angiospermes apparaissant les dernières, et les grands groupes de Dicotylédones affectant eux-mêmes un ordre en rapport avec la complication de plus en plus grande de leur appareil floral. Il est difficile de ne pas voir dans cette succession l'indice d'une évolution graduelle, de ne pas concevoir l'idée d'une filiation rattachant les formes plus complexes et plus perfectionnées aux formes plus simples qui semblent les avoir précédées ; mais encore convient-il d'examiner si les documents recueillis nous permettent de suivre la marche de cette évolution et de retrouver la trace des filiations présumées. Il est nécessaire, à cet effet, d'interroger les différents groupes, de rechercher d'abord s'il existe sur leurs limites des formes marquant un passage de l'un à l'autre, et ensuite s'il est possible de saisir dans un même groupe un enchaînement entre telles ou telles de ses subdivisions, entre diverses formes génériques d'une même famille, entre diverses formes spécifiques d'un même genre.

Parmi les Cryptogames cellulaires, les Champignons, adaptés à la vie parasitaire, peuvent évidemment être laissés de côté. Quant aux Algues, on n'est sans doute qu'assez imparfaitement renseigné sur leurs premiers représentants, mais il est remarquable de constater que ceux qui ont pu être le mieux étudiés sont venus se ranger tout naturellement dans des groupes vivants, tels, par exemple, que les Siphonées verticillées, que d'autres, comme les *Nematophycus*, semblent de même extrêmement voisins de certaines formes actuelles et pourraient très probablement leur être rattachés

si l'on était mieux fixé sur les détails de leur organisation. On peut hésiter également sur le classement de divers autres types, comme, par exemple, les Algues des bogheads, mais sans qu'ils offrent pour cela aucun caractère susceptible de faire douter de leur attribution aux Algues. Ainsi, dès le premier moment où on les observe, les Algues se montrent à nous sous les traits habituels que nous leur connaissons, bien distinctes de tous les autres types végétaux, et il nous est impossible de découvrir le moindre indice d'une liaison avec aucun d'entre eux.

Il en est de même en ce qui concerne les Characées, qui n'ont été, il est vrai, rencontrées qu'à partir de l'époque triasique, mais qui n'ont jamais varié et qui semblent avoir constitué toujours un groupe aussi distinct et aussi nettement limité qu'aujourd'hui, les empreintes du Dévonien inférieur de Bohême quien avaient été rapprochées par Stur (1) étant depuis longtemps reconnues par tous les paléobotanistes po u rdes rameaux mal conservés de Lépidodendrées et n'ayant aucun rapport avec les Characées.

Les Muscinées ne nous fournissent non plus aucun renseignement sur leur évolution, ne nous ayant laissé que quelques rares empreintes, mais dont les plus anciennes nous apparaissent déjà nettement spécialisées, avec les caractères des Mousses pour les unes, des Marchantiées pour les autres.

Pour les Cryptogames vasculaires, nous rencontrons, dès les premiers niveaux qui nous aient offert des plantes terrestres, des représentants non douteux et parfaitement distincts de leurs quatre classes principales, Fougères, Sphénophyllées, Equisétinées, Lycopodinées, ainsi que des indices sérieux de la présence des Hydroptérides. Les Sphénophyllées constituent, d'ailleurs, un groupe aussi bien caractérisé que le sont les Fougères, les Equisétinées et les Lycopodinées, et ne sauraient être considérées, maintenant surtout

(1) Stur *b*.

qu'on les connaît plus complètement, comme intermédiaires entre telle ou telle des autres classes de l'embranchement. On peut toutefois se demander si le genre *Cheirostrobus* du Culm, qui semble se rapprocher d'elles, tout en rappelant les Equisétinées par certains détails de constitution de son appareil fructificateur, ne représenterait pas précisément un de ces types intermédiaires dont il y a lieu de chercher la trace et ne témoignerait pas d'une origine commune pour ces deux groupes, des Equisétinées et des Sphénophyllées ; il est malheureusement trop imparfaitement connu encore pour fournir autre chose qu'une présomption, et dans tous les cas l'époque à laquelle il se montre, alors qu'il existe déjà des Equisétinées et des Sphénophyllées bien caractérisées, ne permet pas de le considérer comme marquant lui-même le passage d'une classe à l'autre. On ne saurait, évidemment, méconnaître l'intérêt de l'indice qu'il fournit, mais s'il nous autorise à conjecturer l'existence d'un type ancestral commun à ces deux classes, nous demeurons dans le domaine des hypothèses et il nous est impossible de rien affirmer.

Peut-être les *Psilophyton*, si la reconstitution qu'en a faite Sir W. Dawson est exacte, décèleraient-ils de même une parenté ancienne entre les Fougères et les Lycopodinées ; mais le type générique dont il est ici question est trop mal connu pour qu'on puisse tirer de la complexité des caractères qui lui ont été attribués aucune indication sérieuse.

Quant à une parenté des Cryptogames vasculaires avec les Cryptogames cellulaires, le fait de la bifurcation fréquente des frondes ou des pennes des Fougères paléozoïques, notamment de certaines formes du Culm ou du Dévonien, a paru à quelques auteurs pouvoir être rapproché de la division dichotomique du thalle d'un grand nombre d'Algues, telles notamment que les Fucacées, et invoqué comme un indice de filiation ; mais si l'on peut concevoir que les Fougères et plus généralement les premières plantes terrestres

soient en effet dérivées des Algues, la conception est purement conjecturale, comme toutes celles par lesquelles on s'efforce de remonter au delà des données positives de la paléontologie et d'imaginer, par voie d'induction, comment ont pu être constitués les ancêtres présumés des plus anciens représentants connus de tel ou tel groupe d'êtres.

Si nous passons maintenant aux Gymnospermes, nous devons rappeler tout d'abord qu'elles se montrent, dès la base des couches de Gaspé au Canada, c'est-à-dire dès l'époque la plus ancienne qui nous ait laissé des débris de plantes terrestres, représentées par des Cordaïtées, c'est-à-dire par un type déjà très perfectionné et spécialisé. Nous ne pouvons donc tirer des documents paléobotaniques que nous possédons aucune indication sur l'origine de ces premières Gymnospermes : la division pluricellulaire que semblent présenter leurs grains de pollen, l'absence de tube pollinique peuvent être, il est vrai, interprétés comme des restes de caractères cryptogamiques, mais c'est à peine s'ils sont plus accusés que ceux de même nature que présentent encore les Salisburiées et les Cycadinées actuelles, et nous ne parvenons pas à saisir sur le fait le passage que nous sommes portés à supposer entre les Cryptogames et les Gymnospermes. On en peut dire autant des premiers représentants des Salisburiées, dont les principaux types s'échelonnent depuis le Culm jusqu'au Permien sans nous offrir aucune forme susceptible d'être notée comme marquant plus spécialement une liaison avec tel ou tel type cryptogamique antérieur.

Il semble, en revanche, que pour les Cycadinées nous soyons mieux documentés, la flore paléozoïque comprenant un certain nombre de types qui peuvent être interprétés comme offrant à la fois des affinités avec elles et avec certaines classes de Cryptogames vasculaires. Je n'entends pas parler ici des Sigillaires, bien qu'elles aient été longtemps, lorsque leurs organes fructificateurs étaient encore inconnus,

regardées comme assez proches parentes des Cycadinées : il me paraît en effet que leur constitution anatomique ne peut guère plus que celle des *Lepidodendron* ou des *Sphenophyllum* être invoquée à l'appui d'un rapprochement, non plus que la constitution de la tige des *Botrychium*, par exemple, n'autorise à attribuer à ceux-ci des affinités phanérogamiques. Mais il y a lieu de se demander si les Cycadofilicinées ne forment pas, avec les Cycadoxylées et les Poroxylées, une chaîne reliant les Fougères aux Cycadinées : il est impossible en effet de méconnaître les analogies que certains types de Cycadofilicinées offrent, dans la structure de leurs tiges, avec les Cycadinées, tout en se rapprochant à tous les autres égards des Fougères. Il se peut toutefois qu'elles représentent simplement un type spécial de Filicinées, à stèles pourvues d'un bois secondaire, et les indices de fructification observés sur quelques frondes d'*Alethopteris*, d'*Odontopteris* et de *Nevropteris* peuvent être invoqués en faveur de cette hypothèse. Il est donc bien difficile, quant à présent, de juger de leur valeur en tant que terme de passage entre les Cryptogames vasculaires et les Gymnospermes, et d'ailleurs, à moins de supposer une plante dans les macrosporanges de laquelle il se formerait tantôt un sac embryonnaire avec endosperme et archégones, et tantôt des macrospores libres, on conçoit mal un type vraiment intermédiaire entre les unes et les autres. Aussi convient-il de suspendre toute appréciation définitive jusqu'au moment où nous serons mieux éclairés, grâce à quelque heureuse découverte, sur le mode de fructification de ces quelques types encore problématiques, Cycadofilicinées, Cycadoxylées, Poroxylées. Il semble bien d'ailleurs, qu'ils constituent des groupes distincts, ayant leurs caractères propres, et sans contester l'intérêt qu'ils présentent, nous ne pouvons guère, indépendamment des réserves à faire sur leur interprétation, voir en eux que des termes complémentaires de la série, échelonnés entre les Fougères et les Cycadinées, suggérant l'idée d'une

origine commune, mais n'établissant pas entre elles un lien immédiat et continu.

En ce qui regarde les Conifères, nous ne relevons aucun indice qui permette de les rattacher à quelque type antérieur, les premières formes que nous rencontrons, dans les couches stéphaniennes, offrant immédiatement des caractères bien tranchés; il y a, sans doute, entre les Conifères en général et les Lycopodinées arborescentes, d'assez nombreuses ressemblances, et l'on peut imaginer une série de modifications conduisant des unes aux autres; mais les documents susceptibles d'établir la réalité de ces modifications, l'existence de ces termes de passage, font absolument défaut, et leur absence est d'autant plus digne de remarque que les premières Conifères ne se montrent qu'à une date où l'on est, depuis longtemps, en possession de riches documents sur la constitution de la flore.

Il est à peine utile de faire mention des Gnétacées, sur les représentants fossiles desquelles nous ne possédons aucun renseignement précis et dont nous ne pouvons pas plus saisir l'origine que nous ne pouvons reconstituer leur histoire. L'attribution des inflorescences et des graines du terrain houiller qui ont paru susceptibles de leur être rattachées est loin d'être définitivement établie, et si les Calamodendrées avaient pu paraître, à raison de quelques ressemblances extérieures, susceptibles d'être rapprochées d'elles, l'hétérosporie bien constatée des épis de ces mêmes Calamodendrées ne permet plus, ce me semble, de douter qu'elles se rattachent franchement aux Equisétinées et de voir en elles un type intermédiaire entre ces dernières et les Gnétacées.

Des deux classes qui composent l'embranchement des Angiospermes, celle des Monocotylédones nous offre quelque obscurité quant à la date à laquelle nous pouvons rapporter ses premiers représentants, bien qu'il semble peu probable qu'on puisse légitimement lui attribuer aucun des restes de plantes antérieurs à la fin de l'époque jurassique qu'on avait

cru primitivement devoir lui appartenir; en tout cas ces quelques restes ne nous apprendraient rien sur leur origine, les hésitations qu'on peut avoir sur leur classement entre les Monocotylédones et telle ou telle classe d'un autre embranchement, à savoir notamment les Cordaïtées, résultant uniquement de leur mauvaise conservation en même temps que de ressemblances superficielles entre les unes et les autres, et ne pouvant être sérieusement invoquées comme un indice de relations génétiques. En fait, les premières Monocotylédones non contestables que nous connaissions sont à peu près contemporaines des premières Dicotylédones par nous observées, c'est-à-dire du commencement de l'époque infracrétacée ou de la fin de l'époque jurassique, et pas plus pour les unes que pour les autres il n'est possible de découvrir le moindre lien qui les rattache à d'autres types antérieurs. Les conditions dans lesquelles elles se montrent à nous, particulièrement en ce qui regarde les Dicotylédones, apparaissant d'abord rares et clairsemées au milieu d'une flore parfaitement semblable à celle des couches sous-jacentes où l'on n'observait aucune trace de leur existence, puis se multipliant et se diversifiant avec une rapidité remarquable, sont de nature à nous faire penser qu'il s'agit réellement là de leur première manifestation, et constituent l'un des faits les plus notables qu'ait enregistrés la paléobotanique, étant donné l'impossibilité où nous sommes de discerner, parmi les éléments plus anciens de la végétation, la souche d'où elles ont pu vraisemblablement sortir.

On a, il est vrai, émis quelquefois, pour les Angiospermes et notamment pour les Dicotylédones, ainsi d'ailleurs que pour les Conifères, l'idée que les transformations par suite desquelles on peut penser qu'elles ont pris naissance s'étaient accomplies à grande distance des bassins de dépôt, de telle sorte qu'il n'avait pu parvenir dans ceux-ci aucun débris de ces formes intermédiaires qu'il serait si intéressant d'obser-

ver; mais on rentre là dans le domaine purement conjectural, et si l'on veut former des hypothèses, il semble que celle qui vient le plus naturellement à l'esprit, d'après ce qu'on sait de la marche générale des types végétaux à partir de l'époque crétacée jusqu'à la fin de la période tertiaire, consisterait à penser que les premières Dicotylédones ont dû apparaître dans les régions polaires pour descendre peu à peu vers des latitudes plus basses au fur et à mesure des modifications des conditions climatériques. On n'hésiterait guère, sans doute, à l'admettre, si l'on était dans l'ignorance sur la constitution de la flore jurassique et infracrétacée des régions arctiques; mais ce que l'on sait de cette flore, et notamment de la flore urgonienne du Groënland, dans laquelle les Dicotylédones ne sont pas plus abondantes ou plutôt semblent l'être moins encore qu'en Virginie ou en Portugal, ne permet guère de penser qu'elles aient eu là leur premier berceau. On voit donc avec quelle réserve il faut accueillir les hypothèses même les plus vraisemblables, et comme ici nous cherchons essentiellement à nous rendre compte des faits et à voir dans quelle mesure ils nous permettent de suivre l'évolution des types végétaux, nous sommes contraints, pour les Dicotylédones, et plus généralement pour les Angiospermes, d'avouer l'ignorance où nous sommes sur leurs origines et de reconnaître que leur apparition et leur expansion semblent s'être faites dans des conditions de rapidité déconcertantes.

En somme, de cet examen des groupes principaux du règne végétal, il semble ressortir que la plupart se montrent, dès le début, aussi tranchés qu'aujourd'hui; pour quelques-uns seulement certains types éteints viennent s'intercaler entre eux, augmentant le nombre des termes de la série, et paraissant diminuer les intervalles qui les séparent, mais ils n'établissent pas, des uns aux autres, le passage graduel qu'on pouvait s'attendre à observer, et suggèrent seulement l'idée d'une origine commune, qu'il faudrait, semble-t-il, faire

remonter à une date antérieure à celle de nos plus anciens documents. Il est intéressant de noter que des jalons de ce genre semblent venir se placer entre les Fougères et les Cycadinées, c'est-à-dire entre deux classes appartenant à des embranchements différents; toutefois les affinités des termes intermédiaires ne peuvent être, à raison de l'insuffisance de nos connaissances, assez exactement précisées pour permettre d'affirmer la valeur de l'indication qu'ils semblent donner, et nous ne saisissons aucun point de contact analogue entre les autres classes des mêmes embranchements, quelque portés que nous soyons à en présumer, par exemple, entre les Lycopodinées et les Conifères. Enfin, en ce qui regarde les Angiospermes, les documents paléobotaniques semblent plutôt de nature à accentuer qu'à atténuer la démarcation entre elles et les autres groupes.

Si maintenant nous reprenons les principales classes de végétaux pour nous livrer dans chacune d'elles à un examen analogue, nous ne pouvons, pour les Algues, que constater l'absence, dans les formations même les plus anciennes, de types susceptibles d'être considérés comme établissant un lien entre tels ou tels des ordres ou familles dont elles se composent : ainsi qu'il a été dit plus haut, la majeure partie des Algues fossiles rentrent sans difficulté dans des familles vivantes, et si pour quelques-unes leur conservation trop imparfaite ne permet pas d'en déterminer exactement la place, il ne semble pas qu'aucune d'entre elles puisse être mentionnée comme dénotant dans le passé l'existence, entre des familles parallèles, d'affinités plus étroites que celles que nous constatons aujourd'hui.

Les Fougères, plus intéressantes à ce point de vue, nous offrent, dans les couches paléozoïques, une riche série de types dont quelques-uns paraissent présenter des affinités complexes de nature à faire présumer des liaisons entre des groupes aujourd'hui bien tranchés : c'est ainsi que les *Calym-*

matotheca font songer à la fois aux Marattiacées et aux Ophioglossées, sans cependant qu'on puisse suivre la chaîne dont on serait porté à voir en eux l'un des anneaux ; c'est ainsi également que l'on trouve, particulièrement dans le Westphalien, un certain nombre de types de sporanges qui semblent s'échelonner entre les formes à paroi non différenciée, nettement dépourvues d'anneau élastique, et les formes à calotte ou à anneau bien délimité : on peut citer notamment certains types à sporanges groupés en synangium semblables à ceux des *Asterotheca*, où les cellules de la paroi présentent sur une certaine étendue des épaississements marqués ; il en est de même chez les *Discopteris*, où les cellules s'allongent et s'amincissent graduellement de la région dorsale à la région ventrale, comme s'il y avait un acheminement vers la constitution d'une calotte semblable à celle des Osmondées; d'autre part, les sporanges des *Kidstonia* pourraient, avec ceux des *Senftenbergia,* être regardés comme établissant un trait d'union entre les Osmondées et les Schizéacées, et l'on passerait ainsi des Eusporangiées aux Leptosporangiées; mais il ne faut pas oublier que, dès l'époque du Culm, on connaît des sporanges à une seule assise de cellules offrant tous les caractères de ceux des Osmondées, de sorte qu'on ne peut considérer les formes observées dans le Westphalien comme marquant les étapes de la filiation ; elles semblent plutôt, de même que plusieurs autres formes intermédiaires, devoir être interprétées comme correspondant à des branches issues d'une même origine, mais dont la souche commune nous reste inconnue.

Il en est de même pour les passages qui semblent se révéler çà et là entre les groupes établis sur les caractères de forme et de nervation des segments des frondes, groupes dont la valeur reste d'ailleurs fort problématique, dans l'ignorance où l'on est du mode de fructification de la majeure partie des espèces qui y sont comprises : les *Megalopteris* ressemblant à la fois aux *Alethopteris* et aux *Tæniopteris*, et

rappelant les *Nevropteris* par leur nervation, on serait tenté de penser qu'ils ont donné naissance à la fois aux Téniopteridées et aux Aléthoptéridées, peut-être même aux Névroptéridées ; mais l'on rencontre en même temps qu'eux dans le Dévonien moyen des *Alethopteris* et des *Nevropteris* bien caractérisés, tandis que les *Tæniopteris* n'apparaissent que plus tard, lorsque les *Megalopteris* ont déjà disparu depuis quelque temps. Les Névroptéridées et les Odontoptéridées donnent lieu à une remarque analogue, les formes qui semblent le plus nettement intermédiaires entre elles se rencontrant dans le Stéphanien supérieur et le Permien, alors que les *Nevropteris* et les *Odontopteris* ont acquis leur complet développement, de telle sorte qu'on pourrait songer plutôt à un croisement qu'à un passage des uns aux autres.

Nous ne pouvons non plus suivre, dans les couches secondaires, l'évolution qui aurait donné naissance aux types si caractéristiques qu'elles renferment, comme les Fougères à frondes palmées du Rhétien, les *Gleichenia* du Lias, et bien d'autres ; et quoique les dépôts dans lesquels on les rencontre soient remarquablement riches en empreintes, les termes de transition y font défaut.

Chez les Equisétinées, les types principaux paraissent avoir été peu plastiques, et dès les premiers niveaux où on les observe, ils se montrent déjà pourvus de tous leurs caractères distinctifs ; il semble cependant qu'on remarque quelques formes de passage, le *Phyllotheca Rallii* paraissant étroitement allié aux *Annularia*, et le *Phyllotheca deliquescens* aux *Equisetum ;* mais le genre *Phyllotheca* n'étant fondé que sur les caractères des gaines foliaires, la valeur systématique en est trop douteuse pour qu'on puisse attacher grande importance à ces relations, et d'ailleurs le genre *Equisetum* se montre à côté des *Annularia* dès l'époque westphalienne, c'est-à-dire à un niveau bien inférieur à celui où l'on rencontre le *Phyllotheca deliquescens*, qui aurait pu être interprété comme établissant la liaison.

Parmi les Lycopodinées, les genres actuels *Lycopodium* et *Selaginella* paraissent fixés, ou peu s'en faut, dès les temps paléozoïques, et l'on ne saisit aucun lien direct entre eux et les types arborescents rencontrés eux-mêmes dès les premières couches où l'on ait trouvé des plantes terrestres ; mais il semble que certains *Lepidodendron* du Culm, avec leurs cicatrices foliaires rangées en séries verticales bien visibles, puissent suggérer l'idée d'une parenté entre les Lépidodendrées et les Sigillariées, sans pouvoir néanmoins être regardés comme établissant eux-mêmes le passage, leur attribution au genre *Lepidodendron* ne laissant prise à aucun doute : ici encore la série des formes intermédiaires échappe à l'observation. Il en est de même de celles qui sembleraient devoir relier les Lycopodinées arborescentes, Lépidodendrées et Sigillariées, aux Isoétées, qui les rappellent par divers traits de leur organisation et qui constituent un type à part au milieu des Lycopodinées actuelles : nous ne pouvons que présumer la parenté, nous ne savons rien de la filiation.

Les Cordaïtées ne donnent lieu à aucune remarque, non plus que les Salisburiées, dont les différents types génériques semblent se dérouler parallèlement depuis la période paléozoïque jusqu'à la fin de la période secondaire sans offrir entre eux, ni par leurs formes, ni par leurs dates d'apparition, de relation susceptible de les faire considérer comme dérivés les uns des autres.

Parmi les Cycadinées, les trois ordres qui les composent se montrent de même de très bonne heure nettement délimités, ainsi que le prouvent les divers types d'appareils fructificateurs trouvés dans les couches rhétiennes; mais les documents antérieurs ne nous fournissent aucune lumière sur la façon dont ces différentes branches peuvent se rattacher à la souche commune dont nous sommes fondés à préjuger l'existence d'après les ressemblances si marquées qu'elles présentent dans la structure de leurs tiges comme

de leurs frondes. Il semble seulement que, parmi les formes paléozoïques, nous observions, avec les *Plagiozamites* du Stéphanien supérieur et du Permien, un terme de passage digne d'être noté entre les *Nœggerathia* du Westphalien et les *Zamites* de la flore secondaire ; malheureusement l'ignorance où nous sommes sur leurs organes de fructification, et les doutes auxquels donne lieu l'interprétation de ceux des *Nœggerathia* ne nous permettent pas de tirer de conclusions précises des rapports que nous constatons entre les organes foliaires.

En ce qui concerne les Conifères, nous sommes de même trop imparfaitement renseignés sur la constitution de l'appareil fructificateur de leurs premiers représentants pour nous rendre compte des rapports originels qu'ont pu avoir entre elles les diverses familles de cette classe ; cependant les quelques types dont on a pu étudier les cônes semblent venir se ranger dans l'une ou dans l'autre de ces familles, et pour celles dont on ne constate la présence que dans les couches secondaires, comme les Taxinées et les Cupressinées, il est également impossible de saisir le lien par lequel elles pourraient se rattacher, soit à telle ou telle de leurs voisines, soit à une souche ancestrale commune. Ce n'est pas cependant que certaines formes génériques n'offrent parfois des affinités un peu complexes, comme le genre *Pseudoaraucaria* de l'Infracrétacé, qui, tout en se rattachant aux Araucariées, ne laisse pas de se rapprocher des Abiétinées, notamment par ses graines géminées ; mais il se montre à une époque bien postérieure à celle où ont été reconnues les premières Abiétinées comme les premières Araucariées, et l'on ne peut songer à voir en lui la souche des unes et des autres. Il est de nature cependant à évoquer l'idée d'une parenté originelle, de même que certains autres types du même niveau semblent constituer des points de contact entre les diverses sections, aujourd'hui bien délimitées, du genre *Pinus*, ou même entre ce dernier et cer-

tains autres genres d'Abiétinées; mais ces divers types, contemporains des formes entre lesquelles ils paraissent intermédiaires, ne peuvent être regardés comme établissant la filiation des unes par rapport aux autres, et nous constatons une fois de plus l'augmentation du nombre des termes de la série et leur plus grand rapprochement sans pouvoir remonter à leur commune origine.

Il n'y a pas lieu de s'arrêter aux Monocotylédones, sur lesquelles nous sommes trop imparfaitement documentés, si ce n'est pour rappeler que, dès la base du Crétacé proprement dit, des familles comme celle des Palmiers sont en possession de tous leurs caractères et nous offrent déjà des tribus bien délimitées.

Quant aux Dicotylédones, si nous avons sur elles de plus nombreux renseignements, l'absence presque totale d'organes autres que des feuilles détachées nous rend très difficile une appréciation motivée sur les rapports mutuels de leurs premiers représentants : les quelques petites feuilles de l'Urgonien du Portugal décrites comme *Dicotylophyllum* n'offrent, sans doute, que des affinités assez indécises, de même qu'un certain nombre de celles de l'Infracrétacé des Etats-Unis, dont il n'a été recueilli que des échantillons fragmentaires et mal conservés ; mais à raison même de l'imperfection de leur conservation, on ne peut faire grand fonds sur l'interprétation, déjà critiquée par Schenk, d'après laquelle elles devraient être regardées comme des formes « archaïques » réunissant les caractères de plusieurs genres différents, et l'ignorance où nous sommes sur la constitution des appareils floraux qui leur correspondaient nous interdit de rien affirmer à cet égard. Au surplus, la majeure partie des empreintes tant soit peu complètes et bien conservées des mêmes couches ont pu être rapprochées avec beaucoup de vraisemblance, avec certitude même pour plusieurs d'entre elles, de familles et de genres actuellement vivants, de telle sorte que, si les Dicotylédones n'étaient pas en pos-

session de toutes les formes que nous connaissons aujourd'hui et dont un bon nombre ne se montrent que dans des couches plus récentes, il semble cependant que dès ce moment une partie au moins des groupes actuels aient été délimités et fixés avec les traits distinctifs sous lesquels nous les observons actuellement ; et lorsque plus tard apparaissent des représentants de nouvelles familles, ils se montrent également à nous avec des caractères bien arrêtés, sans que nous puissions saisir les passages qui nous permettraient de les rattacher à d'autres formes antérieures.

L'examen comparatif des types génériques d'une même famille, quelle que soit la classe à laquelle nous nous adressions, nous donnerait des résultats analogues : dans certaines familles, telles par exemple, que les Marattiacées, nous observons une richesse de genres beaucoup plus grande dans le passé qu'à l'époque actuelle, mais ces genres se rangent les uns à côté des autres sans qu'il ressorte, en général, de leurs rapports mutuels aucune indication vraiment nette de filiation ; ce n'est qu'exceptionnellement que nous pouvons saisir quelque lien de parenté, comme entre les *Danæopsis* du Trias et les *Danæa* du Lias, et encore s'agit-il parfois de formes génériques si voisines qu'à peine peut-on dire qu'il y ait passage de l'une à l'autre plutôt qu'identité mutuelle. Dans d'autres familles, comme il arrive en particulier pour celles dont l'apparition semble avoir été le plus tardive, le nombre des types génériques se multiplie à mesure que nous approchons de l'époque actuelle, ainsi que nous le constatons, par exemple, parmi les Fougères pour les Polypodiacées, parmi les Conifères pour les Taxinées ou les Cupressinées, de même que pour la plupart des familles d'Angiospermes, mais il est bien rare que l'observation des formes les plus anciennes nous fournisse quelque lumière sur les origines de ces types génériques. Il semble pourtant qu'on puisse dans quelques cas rattacher certains

de ces types actuels à des types antérieurs, comme, par exemple, les *Lithothamnium* aux *Archæolithothamnium*, les *Cupressus* et les *Chamæcyparis* aux *Palæocyparis*, ou les *Castanea* aux *Dryophyllum*, bien que pour ces derniers l'absence ou tout au moins l'insuffisance de renseignements sur les organes floraux ou fructificateurs nous laisse dans le doute sur le degré réel d'affinité et ne nous permette que de pressentir la filiation sans pouvoir l'affirmer positivement.

Ce qui paraît ressortir en tout cas de l'examen de ces genres actuels lorsqu'on les suit dans le passé, c'est la constance de leur physionomie générale, si on les envisage au point de vue du plus ou moins de variabilité et de plasticité des formes spécifiques qui les constituent : ainsi que le faisait remarquer Saporta dès le début de ses études sur la végétation de l'époque tertiaire, et que l'ont confirmé les observations faites depuis lors sur les flores tertiaires et crétacées, « les genres féconds en espèces montrent autrefois la même fécondité ; au contraire, les genres restreints dans la nature actuelle à des combinaisons peu variées présentent également autrefois d'inévitables répétitions des mêmes formes » (1). On peut citer, comme exemples des premiers, les *Asplenium*, les *Aspidium*, les *Polypodium* parmi les Fougères, le genre *Pinus* parmi les Conifères, les genres *Quercus*, *Myrica*, *Salix*, *Populus*, *Ficus*, *Acer*, *Aralia*, *Viburnum*, parmi les Dicotylédones ; comme exemples des seconds les genres *Callitris*, *Taxodium*, *Ostrya*, *Platanus*, *Liriodendon*, *Liquidambar*, dont quelques-uns, monotypes aujourd'hui, paraissent l'avoir été à toute époque, les formes qui les représentent sur un même niveau se ramenant à un seul et même type spécifique, lequel semble d'ailleurs n'avoir pas sensiblement varié d'un horizon à l'autre.

Les espèces, à leur tour, fournissent matière aux mêmes

---

(1) SAPORTA *a* (I, p. 8).

constatations : au lieu de se transformer peu à peu les unes dans les autres, elles nous offrent en général une individualité bien accusée, demeurant fixes pendant tout le cours de leur existence, ou du moins ne variant qu'entre des limites déterminées et le plus souvent très resserrées. C'est ce qu'on remarque notamment dans la flore houillère, où cependant les documents ne manquent pas et où l'absence de formes de transition ne peut guère être imputée à l'insuffisance des matériaux recueillis : les espèces, comme les genres, se succèdent par voie de substitution et non par voie de transformation graduelle, et il en paraît être de même à tous les niveaux. C'est ainsi que nous pouvons, principalement dans les couches tertiaires, reconnaître, tantôt, par exemple, à partir de l'Oligocène, tantôt à partir du Miocène, des formes spécifiques qui, pour avoir reçu parfois des noms particuliers, n'en sont pas moins impossibles à séparer de certaines de nos espèces actuelles, comme le *Sequoia Langsdorffi* si peu distinct du *Seq. sempervirens*, ou le *Taxodium distichum*, comme telles ou telles espèces appartenant, notamment, aux genres *Fagus*, *Ostrya*, *Populus*, *Ulmus*, *Platanus*, *Liriodendron*, *Acer*, ou autres, et dont on connaît, au moins pour la plupart d'entre elles, les fruits aussi bien que les feuilles, de telle sorte qu'il ne reste aucun doute sur leur attribution.

Elles peuvent toutefois donner lieu, au point de vue de l'évolution, à des interprétations quelque peu différentes, suivant qu'on s'attache aux ressemblances ou aux différences de détail qu'elles sont susceptibles d'offrir par rapport aux formes actuelles, suivant qu'on comprend l'espèce dans un sens plus ou moins large : la forme des feuilles en particulier étant toujours plus ou moins variable sur le type vivant, on peut, d'une même série d'empreintes, conclure à la permanence du type spécifique, les différences que l'on relève entre les formes fossiles et les formes vivantes étant de même ordre que celles que présentent ces dernières les unes par rapport aux autres, comme on peut aussi conclure à la transformation

graduelle de l'espèce, interprétant comme des récurrences ataviques les variations qui, chez l'espèce vivante, reproduisent telle ou telle des formes observées à l'état fossile et tant soit peu éloignées du type normal. C'est ainsi, par exemple, que le genre *Liriodendron* se montre à l'époque crétacée représenté principalement par des feuilles dépourvues de lobes latéraux (*Lir. Meeki*), et accessoirement par des feuilles plus ou moins profondément lobées qui ont été désignées sous différents noms spécifiques, tandis qu'à l'époque tertiaire les formes lobées prédominent, comme chez notre Tulipier actuel ; mais celui-ci offrant lui-même assez fréquemment des feuilles non lobées, semblables à celles du *Lir. Meeki*, et reproduisant, dans les variations assez étendues dont il est susceptible, toutes les formes observées à l'état fossile, on peut conclure, suivant la manière d'envisager les choses, à la permanence du type aussi bien qu'à l'évolution graduelle. On en peut dire à peu près autant pour les Hêtres tertiaires, dont les différentes formes demeurent contenues entre des limites assez étroites, et qu'on peut considérer comme ayant abouti par voie d'évolution aux espèces actuelles européenne et nord-américaine, *Fagus sylvatica* et *F. ferruginea*, de même qu'on peut, à aussi bon droit, regarder celles-ci comme représentant simplement deux races locales d'un seul et même type spécifique, impossible à séparer du *F. Feroniæ*, en comprenant sous ce nom, comme constituant une espèce unique, les diverses formes rencontrées dans nos couches tertiaires. Les Platanes donneraient lieu encore, ainsi que bien d'autres types, à des remarques analogues.

On voit, en résumé, que l'interprétation des documents recueillis est, du moins dans une certaine mesure, et en particulier en ce qui regarde la question de variabilité ou de permanence de l'espèce, affaire d'appréciation personnelle. Mais si l'on envisage l'espèce dans un sens plus large, si l'on

examine spécialement celles qui sont éteintes et dont on peut suivre les variations dans toute leur étendue, on voit ces variations s'arrêter à certaines limites, sans franchir les intervalles qui les séparent des espèces les plus voisines. Il en est de même pour les genres, et lorsqu'on cherche à suivre les formes, génériques ou spécifiques, qui se sont succédé dans le temps, en les rapprochant de celles qui semblent, tant par leur âge relatif que par leurs affinités plus marquées, susceptibles d'être considérées comme ayant avec elle des liens génétiques, la série se montre toujours plus ou moins discontinue, quelque complets que soient nos renseignements sur la flore de l'époque à laquelle appartiennent les formes étudiées ; les analogies dans certains cas sont assez accusées pour que l'idée d'une filiation s'impose à notre esprit, mais si nous sommes fondés à soupçonner le passage d'une forme à l'autre, les phases intermédiaires qui en établiraient la réalité se dérobent à nos constatations. La discontinuité est, on l'a vu, plus accentuée encore lorsqu'on s'adresse à des groupes d'ordre plus élevé : si en effet quelques jalons nous mettent sur la trace de relations de parenté entre tels ou tels de ces groupes ou viennent, en s'intercalant entre eux, diminuer la distance qui les séparait et faire présumer leur convergence vers une origine commune, les termes de transition nous font défaut ou les ancêtres présumés nous échappent.

Nous ne pouvons cependant, si disjoints que nous apparaissent les anneaux de la chaîne, méconnaître la signification et la portée des différentes indications qui viennent à l'appui de l'idée d'une évolution progressive, mais il semble qu'au lieu de s'accomplir graduellement, les transformations dont elles nous suggèrent la pensée et par suite desquelles des formes nouvelles ont pu se constituer, se soient presque toujours opérées, sinon soudainement et par modification brusque, du moins trop rapidement pour que nous en puissions retrouver la trace. En tout cas, les origines des plus

grands groupes demeurent enveloppés de la plus profonde obscurité, non seulement en ce qui concerne ceux pour lesquels il nous faudrait remonter à une date antérieure à celle des plus anciens documents que nous possédions, mais même en ce qui regarde ceux dont il semblait, comme c'est le cas pour les Dicotylédones, qu'ils fussent apparus assez tard pour nous permettre de nous rendre compte par l'observation directe des conditions dans lesquelles ils ont pris naissance.

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE

DES OUVRAGES CITÉS

AMALITZKY (W.). — *a* — Note sur les nouvelles trouvailles paléontologiques faites dans les dépôts marno-sableux permiens de la Soukhona et de la Petite Dwina (*Trav. soc. nat. St-Pétersbourg*, XXVIII). 1898.

ANDERSSON (G.). — *a* — Die Geschichte der Vegetation Schwedens (*Engler's botan. Jahrb.*, XXII, p. 433). 1896.

—— *b* — Ueber das fossile Vorkommen der *Brasenia purpurea* Mich. in Russland und Dänemark (*Bihang till K. Sv. Vetensk. Akad. Handl.*, XXII, Afd. III, Nr. 1). 1896.

ANDRÆ (C.-J.). — *a* — Vorweltliche Pflanzen aus dem Steinkohlengebirge der preussischen Rheinlande und Westphalens. Bonn, 1865-1869.

ANDREWS (E.-B.). — *a* — Descriptions of fossil plants from the Coal Measures of Ohio (*Rep. Geol. Surv. Ohio, Palæontology*, II, p. 413). 1875.

BAIN (F.). — *a* — The Permian in the Prince Edward Island (*Science*, XXI, p. 132). 1893.

BARBER (C.-A.). — *a* — The structure of *Pachytheca*. I-II (*Ann. of Botany*, III, p. 141, 1889; V, p. 145, 1891).

—— *b* — *Nematophycus Storriei*, nov. sp. (*Ibid.*, VI, p. 329). 1892.

BARTHOLIN (C.-T.). — *a* — Nogle i den Bornholmske Juraformation forekommende Planteforsteninger (*Botan. Tidskrift*, XVIII, p. 12, 1892; XIX, p. 87, 1894).

BERGERON (J.). — *a* — Note sur les strobiles du *Walchia piniformis* (*Bull. Soc. Géol. Fr.*, 3e sér., XII, p. 533). 1884.

BERTRAND (C.-E.). — *a* — Remarques sur le *Lepidodendron Hartcourtii* de Witham (*Trav. et Mém. des Facultés de Lille*, II, nº 6). 1891.

—— *b* — Le Boghead d'Autun (*Bull. Soc. ind. min.*, 3e sér., VI, p. 453). 1892.

—— *c* — Conférences sur les charbons de terre. Les Bogheads à Algues (*Bull. Soc. Belge de géol., de paléont. et d'hydrol.*, VII, *Mém.*, p. 45). 1894.

—— *d* — Sur une nouvelle Centradesmide de l'époque houillère (*Ass. fr. av. sc.*, 23e sess., Caen, II, p. 588). 1895.

Bertrand (C.-E.). — *e* — Remarques sur la structure des grains de pollen de Cordaïtes (*Ass. fr. av. sc.*, 27e sess., Nantes, II, p. 436). 1899.

— *f* — F. Cornaille et M. Hovelacque. — Remarques sur la structure des Isoëtes (*Ass. fr. av. sc.*, 26e sess., St-Etienne, II, p. 484). 1898.

Bertrand (C.-E.) et B. Renault. — *a* — Recherches sur les Poroxylons, Gymnospermes fossiles des terrains houillers supérieurs (*Archives bot. du Nord de la Fr., Mém.*, II, p. 243). 1887.

—— —— *b* — *Pila bibractensis* et le Boghead d'Autun (*Bull. Soc. hist. nat. Autun*, V, p. 159). 1892.

—— —— *c* — Note sur la formation schisteuse et le Boghead d'Autun (*Bull. Soc. ind. min.*, 3e sér., VII, p. 499). 1894.

—— —— *d* — *Reinschia australis* et Premières remarques sur le Kerosene Shale de la Nouvelle-Galles du Sud (*Bull. Soc. hist. nat. Autun*, VI, p. 321). 1894.

Binney (E.-W.). — *a* — A description of some fossil plants showing structure, found in the lower coal-seams of Lancashire and Yorkshire (*Phil. Trans. Roy. Soc. London*, CLV, p. 579). 1865.

—— *b* — Observations on the structure of fossil plants found in the carboniferous strata (*Palæontogr. Soc.*, XXI, p. 1, 1868 ; — XXIV, p. 33, 1871 ; — XXV, p. 63, 1872 ; — XXIX, p. 97, 1875).

Bleicher et Fliche. — *a* — Recherches relatives à quelques tufs quaternaires du Nord-Est de la France (*Bull. Soc. Géol. Fr.*, XVII, p. 566). 1889.

Blytt (A.). — *a* — Zur Geschichte der nordeuropäischen, besonders der Norwegischen Flora (*Engler's botan. Jahrb.*, XVII, Beibl. Nr. 41). 1893.

Boulay (N.). — *a* — Notice sur la flore tertiaire des environs de Privas (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, XXXIV, p. 227, p. 255). 1887.

—— *b* — Notice sur les plantes fossiles des grès tertiaires de Saint-Saturnin (Maine-et-Loire) (*Journ. de Bot.*, 2e année). 1888.

—— *c* — Flore pliocène des environs de Théziers. Paris, 1889.

—— *d* — Flore pliocène du Mont-Dore. Paris, 1892.

—— *e* — Flore fossile de Gergovie (Puy-de-Dôme) (*Ann. Soc. sc. Bruxelles*, XXIII). 1899.

Bower (F.-O.). — a_1 — Studies in the morphology of spore-producing members. I. Equisetinæ and Lycopodinæ (*Phil. Trans. Roy. Soc. London*, vol. 185, p. 473). 1894.

—— a_2 — Idem. III. Marattiaceæ (*Ibid.*, vol. 189, p. 35). 1897.

Brongniart (Ad.). — *a* — Sur la classification et la distribution des végétaux fossiles (*Mém. Mus. hist. nat.*, VIII). 1822.

—— *b* — Prodrome d'une histoire des végétaux fossiles (*Dict. sc. nat.* LVII, p. 16). 1828.

—— *c* — Histoire des végétaux fossiles. Paris, t. I, 1828-1837 ; t. II (inachevé), 1837-1838.

—— *d* — Tableau des genres de végétaux fossiles considérés sous le point de vue de leur classification botanique et de leur distribution géologique (*Dict. univ. d'hist. nat.*, XIII, p. 52). 1849.

Brongniart (Ad.). — *e* — Observations sur la structure intérieure du *Sigillaria elegans* comparée à celle des *Lepidodendron* et des *Stigmaria* et à celle des végétaux vivants (*Arch. du Muséum*, I, p. 405). 1839.

—— *f* — Recherches sur les graines fossiles silicifiées. Paris, 1881.

Brown (A.). — *a* — On the structure and affinities of the genus *Solenopora* (*Geol. Magaz.*, 1894, p. 145, p. 195).

Bureau (E.). — *a* — Etudes sur une plante phanérogame (*Cymodoceites parisiensis*) de l'ordre des Naïadées, qui vivait dans les mers de l'époque éocène (*C. R. Ac. sc.*, CII, p. 191). 1886.

—— *b* — Etudes sur la flore fossile du Calcaire grossier parisien (*Mém. publ. par la Soc. philomath. à l'occas. du centenaire de sa fondation*, p. 235). 1888.

—— *c* — Sur la présence d'une Araliacée et d'une Pontédériacée fossiles dans le Calcaire grossier parisien (*C. R. Ac. sc.*, CXV, p. 1335). 1892.

—— *d* — Sur quelques Palmiers fossiles d'Italie (*Bull. Mus. hist. nat.*, 1896, p. 280).

Carruthers (W.). — *a* — On gymnospermatous fruits from the secondary rocks of Britain (*Seemanns Journ. of Bot.*, V, p. 1). 1867.

—— *b* — On fossil Cycadean stems from the secondary rocks of Britain (*Trans. Linn. Soc.*, XXVI, p. 675). 1868.

—— *c* — On the structure of the stems of the arborescent Lycopodiaceæ of the Coal-measures (*Monthly microsc. Journ.*, II, p. 177, p. 225, 1869; III, p. 144, 1870).

—— *d* — On the history, histological structure and affinities of *Nematophycus Logani* Carr. (*Prototaxites Logani* Dawson), an Alga of devonian age (*Monthly microsc. Journ.*, VIII, p. 160). 1872.

—— *e* — Notes on some fossil plants (*Geol. Magaz.*, IX, p. 49). 1872.

Cash (W.). — *a* — On the fossil fructifications of the Yorkshire Coal Measures (*Proc. Yorkshire Geol. and Polyt. Soc.*, IX, p. 435). 1888.

Cayeux (L.). — *a* — Sur la présence de nombreuses Diatomées dans les gaizes jurassiques et crétacées du bassin de Paris (*Ann. Soc. Géol. du Nord de la Fr.*, XX, p. 57). 1892.

—— *b* — Contribution à l'étude micrographique des terrains sédimentaires. Lille, 1897.

Compter (G.). — *a* — Die fossile Flora des untern Keupers von Ostthüringen (*Zeitschr. f. Naturwiss.*, LXVII, p. 205). 1894.

Conwentz (H.). — *a* — Monographie der baltischen Bernsteinbäume. Dantzig, 1890.

Corda (A.-J.). — *a* — Beiträge zur Flora der Vorwelt. Prague, 1845.

Cormack (B.-G.). — *a* — On a cambial development in *Equisetum* (*Ann. of Bot.*, VII, p. 63). 1893.

Crié (L.). — *a* — Recherches sur la flore pliocène de Java (*Sammlungen d. geol. Reichs-Mus. in Leiden*, ser. I, t. V). 1888.

Dawson (J. W.). — *a* — Acadian Geology. 2[e] édition. Londres, 1868.

—— *b* — The fossil plants of the Devonian and Upper Silurian formations of Canada. Montréal, 1871.

Dawson (J.-W.). — *c* — On the mesozoic Floras of the Rocky Mountain Region of Canada (*Trans. Roy. Soc. Canada*, 1885, sect. 4, p. 1).

—— *c'* — On the fossil plants of the Laramie Formation of Canada (*Ibid.*, 1886, sect. IV, p. 19).

—— *d* — On Rhizocarps in the Erian (Devonian) Period in America (*Bull. Chicago Acad. sc.*, I, p. 105). 1886.

—— *e* — The geological history of plants. New-York, 1888.

—— *f* — On fossil plants from the Similkameen Valley and other places in the Southern Inter'or of British Columbia (*Trans. Roy. Soc. Canada*, 1890, sect. IV, p. 75).

Dawson (Sir W.) and Penhallow. — *a* — *Parka decipiens.* Notes on specimens from the collections of James Reid, Esq., of Allan House, Blairgowrie, Scotland (*Trans. Roy Soc. Canada*, 1891, sect. IV, p. 3).

Dusen (P.). — *a* — Uber die tertiäre Flora der Magellansländer (*Svenska Expedit. till Magellansländerna*, I, p. 87). 1899.

Eichwald (E.) — *a* — Die Urwelt Russlands. St-Pétersbourg, 1840-1848.

—— *b* — Lethæa Rossica ou Paléontologie de la Russie. Stuttgart, vol. I-III, 1853-1865.

Engelhardt (H.). — *a* — Ueber Tertiärpflanzen von Chile (*Abhandl. d. Senckenberg. naturf. Ges. in Franckfurt a. M.*, XVI, p. 629). 1891.

—— *b* — Ueber neue fossile Pflanzenreste vom Cerro de Potosi (*Abhandl. d. Isis in Dresden*, 1894, p. 3).

—— *c* — Ueber neue Tertiärpflanzen Süd-Amerikas (*Abhandl. d. Senckenberg. naturf. Ges.*, XIX, p. 1). 1895.

Ettingshausen (C. von). — *a* — Die Blattskelete der Apetalen, eine Vorarbeit zur Interpretation der fossilen Pflanzenreste (*Denkschr. k. Akad. Wiss. Wien*, XV, p. 181). 1858.

—— *b* — Die Blattskelete der Dicotyledonen mit besonderer Rücksicht auf die Untersuchung und Bestimmung der fossilen Pflanzenreste. Vienne, 1861.

—— *c* — Beiträge zur Kenntniss der Tertiärflora Australiens (*Denkschr. k. Acad. Wiss. Wien*, XLVII, p. 101, 1883 ; LIII, p. 81, 1887).

—— *d* — Beiträge zur Kenntniss der fossilen Flora Neuseelands (*Ibid.*, LIII, p. 143). 1887.

—— *e* — Die fossile Flora von Leoben in Steiermark (*Ibid.*, LIV, p. 261). 1888.

—— *f* — Zur Theorie der Entwickelung der jetzigen Floren der Erde aus der Tertiärflora (*Sitzungsber. k. Akad. Wiss. Wien*, CIII, Abth. I, p. 303). 1894.

—— *g* — Beiträge zur Kenntniss der Kreideflora Australiens (*Denkschr. k. Akad. Wiss. Wien*, LXII, p. 1). 1895.

Fayol (H.). — *a* — Etudes sur le terrain houiller de Commentry. Lithologie et stratigraphie (*Bull. Soc. ind. min.*, 2e sér., XV, livr. 3-4). 1887.

Feistmantel (K.). — *a* — Ueber die Nœggerathien (*Sitzungsber. k. Gesellsch. d. Wiss. in Prag*, 1879, p. 75).

Feistmantel (O.). — *a* — Fossil Flora of the Gondwana System (*Palæon-*

tologia Indica, ser. II, XII). — Vol. I (Part. I par *T. Oldham* et *J. Morris*). 1863-1880. — Vol. II, 1876-1880. — Vol. III. 1879-1881. — Vol. IV, 1882-1886.

Feistmantel (O.). — *b* — Uebersichtliche Darstellung der geologisch-palæontologischen Verhältnisse Süd-Afrikas. I. Theil. Die Karoo-Formation und die dieselbe unterlagernden Schichten (*Abhandl. k. böhm. Ges. Wiss.*, VII. Folge, III). 1889.

—— *c* — Geological and palæontological Relations of the coal- and plant-bearing Beds of Palæozoic and Mesozoic Age in Eastern Australia and Tasmania (*Mem. Geol. Surv. N. S. Wales, Palæontology*, n° 3). 1890.

Felix (J.). — *a* — Untersuchungen über den inneren Bau westfälischer Carbon-Pflanzen (*Abhandl. k. geol. Landesanst.*, VII, p. 153). 1886.

Fischer (E.). — *a* — Einige Bemerkungen über die Calamarien-Gattung *Cingularia* (*Mitth. naturforsch. Gesellsch. in Bern*, 1893, p. 1).

—— *b* — Verzeichniss der von *A. Baltzer* gesammelten Pflanzen des Interglacials von Pianico-Sellere (*Neues Jahrb. f. Min.*, 1896, I, p. 159).

Fliche (P.). — *a* — Etude paléontologique sur les tufs quaternaires de Resson (*Bull. Soc. Géol. Fr.*, 3e sér., XII, p. 6). 1884.

—— *b* — Notes pour servir à l'étude de la nervation (*Bull. Soc. sciences Nancy*, 1886).

—— *c* — Etudes sur la flore fossile de l'Argonne (Albien-Cénomanien) (*Bull. Soc. sc. Nancy*, 1896).

—— *d* — Note sur la flore des lignites, des tufs et des tourbes quaternaires ou actuels du Nord-Est de la France (*Bull. Soc. Géol. Fr.*, XXV, p. 959). 1898.

Foerste (A.-F.). — *a* — An examination of *Glyptodendron*, Claypole, and of other so-called silurian land-plants of Ohio (*Amer. Geol.*, XII, p. 133). 1893.

Fontaine (W.-M.). — *a* — Contributions to the knowledge of the older mesozoic Flora of Virginia (*Monographs U. S. Geol. Surv.*, VI). 1883.

—— *b* — The Potomac or younger mesozoic Flora (*Monogr. U. S. Geol Surv.*, XV). 1889.

Fuchs (T.). — *a* — Ueber eine fossile Halimeda aus dem eocänen Sandstein von Greifenstein (*Sitzungsber. k. Akad. Wiss. Wien*, CIII, Abth. I, p. 200). 1894.

Gardner (J.-S.). — *a* — A monograph of the british eocene Flora (*Palæontogr. Soc.*, XXXIII (en collaboration avec *C. von Ettingshausen*), 1879; XXXIV, 1880; XXXVI, 1882; XXXVII, 1883; XXXVIII, 1884; XXXIX, 1885).

—— *b* — On mesozoic Angiosperms (*Geol. Mag.*, III, p. 193). 1886.

Gaudin (C.-T.) et C. Strozzi. — *a* — Contributions à la flore fossile italienne. Zurich (*Nouv. Mém. Soc. helvét.*, 1858-1862).

Geinitz (H.-B.). — *a* — Die Versteinerungen der Steinkohlenformation in Sachsen. Leipzig, 1855.

—— *b* — Dyas, oder die Zechsteinformation und das Rothliegende. Leipzig, 1861-1862.

Germar (E.-F.). — *a* — Die Versteinerungen des Steinkohlengebirges von Wettin und Löbejün im Saalkreise. Halle, 1844-1853.

Gœppert (H.-R.). — *a* — Systema filicum fossilium. Die fossilen Farnkräuter (*Nova Acta Acad. Leop. Carol. nat. curios.*, XVII). 1836.

Gœppert (H.-R.). — *b* — Les genres de plantes fossiles comparés à ceux du monde moderne expliqués par des figures. Bonn, 1841-1846.

—— *c* — Monographie der fossilen Coniferen. Leyde (*Natuurk. Verh. v. d. Holl. Maatsch. d. Wetensch. t. Haarlem*, VI). 1850.

—— *d* — Flora fossilis formationis transitionis. Die fossile Flora des Uebergangsgebirges (*Nova Acta Acad. Leop. Carol. nat. curios.*, XXII). 1852.

—— *e* — Die fossile Flora der permischen Formation (*Palæontographica*, XII). 1864-1865.

—— *f* — Beiträge zur Kenntniss fossiler Cycadeen (*Neues Jahrb. f. Min.*, 1866, p. 129).

Gœppert (H.-R.) und A. Menge. — *a* — Die Flora des Bernsteins und ihre Beziehungen zur Flora der Tertiärformation und der Gegenwart. Vol. I. Dantzig, 1883. — Vol. II (bearb. v. *Conwentz*). 1886.

Goldenberg (F.). — *a* — Flora Saræpontana fossilis. Die Flora der Vorwelt Saarbrückens. Sarrebrück, 1855-1862.

Grand' Eury (C.). — *a* — Flore carbonifère du département de la Loire et du Centre de la France (*Mém. sav. étrangers, Acad. sc.*, XXIV, n° 1). 1877.

—— *b* — Mémoire sur la formation de la houille (*Ann. des mines*, 8e sér., I, p. 99). 1882.

—— *c* — Géologie et paléontologie du bassin houiller du Gard. Paris, 1890.

Gümbel (C.-W. von). — *a* — Beiträge zur Kenntniss der Texturverhältnisse der Mineralkohlen (*Sitzungsber. k. bayer. Akad. Wiss.*, 1883, p. 111).

—— *b* — Vorläufige Mittheilung über Flyschalgen (*Neues Jahrb. f. Min.*, 1896, I, p. 227).

Gutbier (A. von). — *a* — Abdrücke und Versteinerungen des Zwickauer Schwarzkohlengebirges und seiner Umgebungen. Zwickau, 1835.

Hancock (A.) and T. Atthey. — *a* — On some curious fossil Fungi from the Black Shale of the Northumberland Coal Field (*Ann. and Mag. nat. hist.*, 4th. ser., IV, n° 22). 1869.

Heer (O.). — *a* — Flora tertiaria Helvetiæ. Winterthur, 3 vol. 1855-1859.

—— *b* — Flora fossilis Helvetiæ. Zurich, 1876-1877.

—— *c* — Contribution à la flore fossile du Portugal. Lisbonne, 1881.

—— *d* — Flora fossilis arctica. Die fossile Flora der Polarländer. Zurich, 7 vol. 1868-1883.

Hick (T.). — *a* — On the primary structure of the stem of Calamites (*Mem. and Proc. Manchester lit. and phil. Soc.*, 4th. ser., VIII, p. 158). 1894.

Hirasé (S.). — *a* — Etudes sur la fécondation et l'embryogénie du Ginkgo biloba (Second mémoire.) (*Journ. Coll. of Science, Imp. Univ. Tokyo*, XII, pt. II). 1898.

Hollick (A.). — *a* — Additions to the palæobotany of the Cretaceous formation on Staten Island (*Trans. N. Y. Ac. sc.*, XII, p. 28). 1893.

Hovelacque (M.). — *a* — Recherches sur le *Lepidodendron selaginoides* Sternb. (*Mém. Soc. linn. Normandie*, I, p. 1). 1892.

Ikeno (S.). — *a* — Untersuchungen ueber die Entwicklung der Geschlechts-

organe und den Vorgang der Befruchtung bei Cycas revoluta (*Journ. Coll. of Science, Imp. Univ. Tokyo*, XII, pt. III). 1898.

Janko (J.). — *a* — Abstammung der Platanen (*Engler's Bot. Jahrb.*, XI, p. 412). 1890.

Jeffrey (E.-C.). — *a* — The development, structure and affinities of the genus Equisetum (*Mem. Boston Soc. nat. hist.*, V, p. 155). 1899.

Keilhack (K.). — *a* — Ueber die Zugehörigkeit der Gattung *Folliculites* zu der lebenden Hydrocharidee *Stratiotes* (*Zeitschr. deutsch. geol. Gesellsch.*, XLVIII, p. 987). 1896.

Kidston (R.). — *a* — On the affinities of the genus *Pothocites*, Paterson: with the description of a specimen from Glencartholm, Eskdale (*Ann. and Mag. nat. hist.*, ser. 5, XI, p. 297). 1883.

— *b* — On a new species of *Lycopodites*, Goldenberg (*L. Stockii*), from the Calciferous Sandstone Series of Scotland (*Ibid.*, ser. 5, XIV, p. 111). 1884.

— *c* — On the fructification of some Ferns from the Carboniferous Formation (*Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, XXXIII, pt. I, p. 137). 1887.

— *d* — On the fructification and affinities of *Archæopteris hibernica*, Forbes, sp. (*Ann. and Mag. nat. hist.*, ser. 6, II, p. 412). 1888.

— *e* — On carboniferous Ferns (*Trans. geol. Soc. of Glasgow*, IX, pt. I). 1889.

— *f* — Additional Notes on some British Carboniferous Lycopods (*Ann. and Mag nat. hist.*, ser. 6, IV, p. 60). 1889.

— *g* — On the occurrence of the genus *Equisetum* (*E. Hemingwayi* Kidstón) in the Yorkshire Coal-Measures (*Ibid.*, 1892, I, p. 138).

— *h* — On a new species of *Bythotrephis* from the Lower Carboniferous of Lancashire (*Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh*, XI, p. 241). 1893.

— *i* — On Lepidophloios, and on the British species of the genus (*Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, XXXVII, p. 529). 1894.

— *j*¹ — On the fossil Flora of the Yorkshire Coal Field. I (*Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, XXXVIII, pt. II, nº 5, p. 203). 1896.

— *j*² — Idem. II (*Ibid.*, XXXIX, pt. I, nº 5, p. 33). 1897.

Knowlton (F.-H.). — *a* — A revision of the genus *Araucarioxylon* of Kraus, with compiled description and partial synonymy of the species (*Proc. U. S. Nat. Mus.*, XII, p. 601). 1890.

— *b* — A new fossil Hepatic from the Lower Yellowstone in Montana (*Bull. Torrey bot. Club*, XXI, p. 458). 1894.

Krasser (F.). — *a* — Beiträge zur Kenntniss der fossilen Kreideflora von Kunstadt in Mähren (*Beitr. z. Palæont. u. Geol. OEsterr.-Ungarns und des Orients*, X, p. 113). 1896.

Kurtz (F.). — *a* — Contribuciones a la palæophytologia Argentina. II (*Rev. del Mus. de la Plata*, VI, p. 123). 1894.

— *b* — Recent discoveries of fossil plants in Argentina (*Geol. Magaz.*, III, p. 446). 1896.

— *c* — Contribuciones a la palæophytologia Argentina. III. (*Rev. del Mus. de la Plata*, X, p. 43). 1899.

Laurent (L.). — *a* — Flore des calcaires de Célas. Marseille, 1899.

Lesquereux (L.). — *a* — Contributions to the fossil Flora of the Western Territories. Washington. 3 vol. (*Rep. U. S. Geol. Surv. of the Territories*, vol. VI-VIII). 1874-1883.

—— *b* — Land Plants, recently discovered in the Silurian Rocks of the United States (*Proc. Amer. phil. Soc.*, XVII, p. 163). 1877.

—— *c* — Coal-Flora. Harrisburg, 3 vol. 1879-1884.

—— *d* — The Flora of the Dakota group, a posthumous work, edited by *F. H. Knowlton* (*Monographs U. S. Geol. Surv.*, XVII). 1892.

—— *e* — The genus *Winchellia* (*Amer. Geol.*, XII, p. 209). 1893.

Lignier (O.). — *a* — Végétaux fossiles de Normandie. Structure et affinités du *Bennettites Morierei* Sap. et Mar. (sp.) (*Mém. Soc. linn. Normandie*, XVIII, p. 1). 1894.

—— *b* — Végétaux fossiles de Normandie. II. Contributions à la flore liasique de Sainte-Honorine-la-Guillaume (Orne) (*Ibid.*, XVIII, p. 121). 1895.

Lindley (J.) and W. Hutton. — *a* — The fossil Flora of Great Britain. Londres, 3 vol. 1831-1833 ; 1833-1835 ; 1835-1837.

Marion (A.-F.). — *a* — *Doliostrobus Sternbergii*, nouveau genre de Conifères fossiles tertiaires (*Ann. sc. géol.*, XX, n° 3). 1889.

—— *b* — Sur le *Gomphostrobus heterophylla*, Conifère prototypique du Permien de Lodève (*C. R. Ac. sc.*, CX, p. 892). 1890.

Massalongo (A.). — *a* — Specimen photographicum animalium quorundam plantarumque fossilium Agri Veronensis. Vérone, 1859.

—— *b* — Musacearum Palmarumque fossilium montis Vegroni sciagraphia (*Mem. I. R. Ist. Veneto*, IX). 1861.

Maslen (A.-J.). — *a* — The ligule in *Lepidostrobus* (*Ann. of Bot.*, XII, p. 256). 1898.

Matthew (G.-F.). — *a* — On Cambrian organisms in Acadia (*Proc. and. Trans. Roy. Soc. Canada*, VII, p. 135). 1889.

Meschinelli (L.). — *a* — Studio sulla flora fossile di Monte Piano (*Atti Soc. veneto-trentina sc. nat.*, X). 1889.

—— *b* — Fungorum fossilium omnium hucusque cognitorum iconographia. Vicence, 1898.

Meschinelli (A.) et X. Squinabol. — *a* — Flora tertiaria ital'ca. Padoue, 1893.

Munier-Chalmas (E.). — *a* — Observations sur les Algues calcaires appartenant au groupe des Siphonées verticillées (Dasycladées Harv.) et confondues avec les Foraminifères (*C. R. Ac. sc.*, LXXXV, p. 814). 1877.

—— *b* — Observations sur les Algues calcaires confondues avec les Foraminifères et appartenant au groupe des Siphonées dichotomes (*Bull. Soc. Géol. Fr.*, 3e sér., VII, p. 661). 1879.

Murray (G.). — *a* — On a fossil Alga belonging to the genus Caulerpa from the Oolite (*Phycol. Memoirs*, pt. I, p. 11). 1892.

—— *b* — Fossil Algæ (*Science Progress*, II, p. 37). 1894.

Nathorst (A.). — *a* — Bidrag till Sveriges fossila Flora (*Kongl. Sv. Vetensk. Akad. Handl.*, XIV, Nr. 3). 1875.

Nathorst (A.). — *b* — Om Floran i Skånes kolförande Bildningar. I. Floran vid Bjuf. (*Sver. Geol. Undersökn.*, ser. C, *Afhandl. och uppsatser*, Nr. 27, 33, 85). 1878-1886.

—— *c* — Om spår af några evertebrerade Djur m. m. och deras paleontologiska Betydelse (*K. Sv. Vetensk. Akad. Handl.* XVIII, Nr. 7), 1881. — Mémoire sur quelques traces d'animaux sans vertèbres, etc., et de leur portée paléontologique. Trad. par *F. Schulthess*.

—— *d* — Contributions à la flore fossile du Japon (*K. Sv. Vetensk. Akad. Handl.* XX, Nr. 2). 1883.

—— *e* — Zur fossilen Flora Japan's (*Palæont. Abhandl.*, IV, p. 197). 1888.

—— *f* — Nouvelles observations sur des traces d'animaux et autres phénomènes d'origine purement mécanique décrits comme « Algues fossiles » (*K. Sv. Vetensk. Akad. Handl.*, XXI, Nr. 14). 1886.

— *g* — Nya anmärkingar om *Williamsonia* (*K.Sv. Vet. Akad. Förhandl.*, 1888, p. 359).

—— *h* — Sur la présence du genre *Dictyozamites* Oldham dans les couches jurassiques de Bornholm (*Bull. Acad. roy. danoise sc. et lettres*, 1889, p. 96).

—— *i* — Ueber das angebliche Vorkommen von Geschieben des Hörsandsteins in den norddeutschen Diluvialablagerungen. (*Mecklbg. Archiv.*, 1890, p. 17).

—— *j* — Ueber die Reste eines Brotfruchtbaums, *Artocarpus Dicksoni* n. sp., aus den Cenomanen Kreideablagerungen Grönlands (*K. Sv. Vetensk. Akad. Handl.*, XXIV, Nr. 1). 1890.

—— *k* — Beiträge zur mesozoischen Flora Japans (*Denkschr. k. Akad. Wiss. Wien*, LVII, p. 43). 1890.

—— *l* — Ueber den gegenwärtigen Standpunkt unserer Kenntniss von dem Vorkommen fossiler Glacialpflanzen (*Bihang till K. Sv. Vetensk. Akad. Handl.*, XVII, Afd. III, Nr. 5). 1892.

—— *m* — Zur fossilen Flora der Polarländer. I. 1te Lief. Zur paläozoischen Flora der arktischen Zone (*K. Sv. Vetensk. Akad. Handl.*, XXVI, Nr. 4. 1894). I. 2te Lief. Zur mesozoischen Flora Spitzbergens (*Ibid.*, XXX, Nr. 1, 1897).

Nehring (A.). — *a* — Die Flora des diluvialen Torflagers von Klinge bei Kottbus (*Naturwiss. Wochenschr.*, VII, p. 451). 1892.

Newberry (J.-S.). — *a* — Rhætic plants from Honduras (*Amer. Journ.*, XXXVI, p. 342). 1888.

—— *b* — Fossil Fishes and Fossil Plants of the triassic rocks of New Jersey and the Connecticut Valley (*Monographs U. S. Geol. Surv.*, XIV). 1889.

—— *c* — Devonian Plants from Ohio (*Journ. Cincinnati Soc., nat. hist.*, XII, p. 48). 1889.

—— *d* — The Flora of the Amboy Clays (*Monographs U. S. Geol Surv.*, XXVI). 1895.

Noe von Archenegg (A.). — *a* — Ueber atavistische Blattformen des Tulpenbaumes (*Denkschr. k. Akad. Wiss. Wien.*, LXI, p. 269). 1894.

Oldham (R.-D.). — *a* — On a plant of *Glossopteris* with part of the rhizome

attached, and on the structure of *Vertebraria* (*Rec. Geol. Surv. of India*, XXX, p. 45). 1897.

OLDHAM (T.) et J. MORRIS. — (Voir O. FEISTMANTEL *a*.)

PENHALLOW (D.-P.). — *a* — Notes on Devonian Plants (*Proc. and Trans. Roy. Soc. Canada*, VII, sect. IV, p. 19). 1890.

—— *b* — Additional Notes on Devonian Plants from Scotland (*Canadian Record of Science*, 1892).

—— *c* — Notes on Erian (Devonian) plants from New-York and Pennsylvania (*Proc. U. S. Nat. Mus.*, XVI, p. 105). 1893.

—— *d* — *Nematophyton Ortoni* n. sp. (*Ann. of Bot.*, X, p. 41). 1896.

—— *e* — *Myelopteris topekensis*, n. sp. a new carboniferous plant (*Botan. Gazette*, XXIII, p. 15). 1897.

—— *f* — and W. DAWSON. — On *Nematophyton* and allied forms from the Devonian of Gaspé (*Trans. Roy. Soc. Canada*, 1888, sect. IV, p. 27).

POTONIÉ (H.). — *a* — Die fossile Pflanzen-Gattung *Tylodendron* (*Jahrb. k. preuss. geol. Landesanst. für* 1887, p. 311). 1888.

—— *b* — Anatomie der beiden « Male » auf dem unteren Wangenpaar und der beiden Seitennärbchen der Blattnarbe des Lepidodendreen-Blattpolsters (*Ber. deutsch. bot. Gesellsch.*, XI, p. 319). 1893.

—— *c* — Die Flora der Rothliegenden von Thüringen (*Abhandl. k. preuss. geol. Landesanst.*, Heft 9). 1893.

—— *d* — Ueber die Stellung der Sphenophyllaceen im System (*Ber. deutsch. bot. Gesellsch.*, XII, p. 97). 1894.

—— *e* — Lehrbuch des Pflanzenpalæontologie mit besonderer Rücksicht auf die Bedürfnisse des Geologen. Berlin, 1897-99.

—— *f* — Zur fossilen Flora Ost-Afrikas (*Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde*, 1899, p. 96).

RACIBORSKI (M.). — *a* — Ueber die Osmundaceen und Schizæaceen der Juraformation (*Engler's Bot. Jahrbücher*, XIII, p. 1). 1890.

—— *b* — Flora retycka polnocnego stoku gor Swietokryskich (*Rospr. Akad. Umiejetn.*, XXIII, p. 292). 1891.

—— *c* — Ein fossiles Lebermoos aus der Keuperformation (*Schles. Ges. f. vaterl. Cultur*, 23 nov. 1892).

—— *d* — Flora kopalna ogniotrwalych glinek Krakowskich. Czesc I (*Pamietnik Wydz. mat. przyr. Akad. Umiej.*, XVIII, p. 143). 1894.

RENAULT (B.). — *a* — Recherches sur l'organisation des Sphenophyllum et des Annularia (*Ann. sc. nat.*, 5e sér., *Bot.*, XVIII, p. 5). 1873.

—— *b* — Recherches sur les végétaux silicifiés d'Autun et de Saint-Etienne, étude du genre Botryopteris (*Ann. sc. nat.*, 6e sér. *Bot.*, I, p. 220). 1875.

—— c_1 — Recherches sur les végétaux silicifiés d'Autun. I. Etude du *Sigillaria spinulosa* (en collaboration avec *C. Grand'Eury*) (*Mém. sav. étr., Acad. sc.*, XXII, n° 9). 1875.

—— c_2 — Idem. II. Etude du genre *Myelopteris* (*Ibid.*, XXII, n° 10). 1876.

—— *d* — Recherches sur la fructification de quelques végétaux provenant

des gisements silicifiés d'Autun et de Saint-Étienne (*Ann. sc. nat.*, 6e sér., *Bot.*, III, p. 5). 1876.

Renault (B.). — *e* — Nouvelles recherches sur la structure des *Sphenophyllum* et sur leurs affinités botaniques (*Ibid.*, 6e sér., *Bot.*, IV, p. 277). 1876.

—— *f* — Structure comparée de quelques tiges de la flore carbonifère (*Nouv. Arch. du Muséum*, 2e sér., II, p. 213). 1879.

—— *g* — Cours de botanique fossile fait au Muséum d'histoire naturelle. Paris, 4 vol. 1881-1885.

—— *h* — Sur les pétioles des Alethopteris (*C. R. Ac. sc.*, XCIV, p. 1737). 1882.

—— *i* — Étude sur les Stigmaria, rhizomes et racines de Sigillaires (*Ann. sc. géol.*, XII, p. 1). 1882.

—— *j* — Notes sur le *Clathropodium Morierei*, B. R. (*Bull. Soc. linn. Normandie*, 4e sér., I, p. 143). 1887.

—— *k* — Les plantes fossiles. Paris, 1888.

—— *l* — Études sur le terrain houiller de Commentry. Flore fossile, 2e partie (*Bull. Soc. ind. min.*, 3e sér., IV, 2e livr.). 1890.

—— *m* — Note sur la famille des Botryoptéridées (*Bull. Soc. hist. nat. Autun*, IV, p. 349). 1891.

—— *n* — Communication faite sur le Boghead (*Soc. hist. nat. Autun*, 1892).

—— *o* — Quelques remarques sur les Bogheads et les Cannels (*Bull. Soc. hist. nat. Autun*, VII, *Pr. verb.*, p. 172). 1895.

—— *p* — Communication sur quelques Bactéries des temps primaires (*Bull. Soc. hist. nat. Autun*, VII, p. 433). 1895.

—— q_1 — Notice sur les Calamariées. I (*Bull. Soc. hist. nat. Autun*, VIII, p. 1). 1895.

—— q_2 — Idem. II (*Ibid.*, IX, p. 305). 1896.

—— q_3 — Idem. III (*Ibid.*, XI, p. 377). 1898.

—— *r* — Flore fossile du bassin houiller et permien d'Autun et d'Épinac, 2e partie. Paris, 1896.

—— *s* — Recherches sur les Bactériacées fossiles (*Ann. sc. nat.*, 8e sér., *Bot.*, II, p. 275). 1896.

—— *t* — Houille et Bactériacées (*Bull. Soc. hist. nat. Autun*, IX, p. 475). 1896.

—— *u* — Bogheads et Bactériacées (*Ibid.*, X, p. 433). 1897.

—— *v* — Sur les organismes des cannels (*Bull. Mus. hist. nat.*, 1898, p. 105, p. 204).

Ries (H.). — *a* — Microscopic organisms in the clays of New-York State (*Trans. N. Y. Acad. sc.*, XIII, p. 165). 1894.

Rœhl (von). — *a* — Fossile Flora der Steinkohlenformation Westphalens einschliesslich Piesberg bei Osnabrück (*Palæontographica*, XVIII). 1868.

Rothpletz (A.). — *a* — Fossile Kalkalgen aus den Familien der Codiaceen und der Corallineen (*Zeitschr. deutsch. geol. Ges.*, XLIII, p. 295). 1891.

—— *b* — Ueber die Flysch-Fucoiden und einige andere fossile Algen, sowie

über liasische, Diatomeen führende Hornschwämme (*Zeitschr. deutsch geol. Ges.*, XLVIII, p. 854). 1896.

Saporta (G. de). — *a* — Etudes sur la végétation du Sud-Est de la France à l'époque tertiaire. 4 vol. 1862-1874 (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 4e sér., XVI, p. 309; XVII, p. 191; XIX, p. 5; — 5e sér., III, p. 5; IV, p. 5; — VIII, p. 5; IX, p. 5; — XV, p. 277; XVII, p. 5; XVIII, p. 23).

—— *b* — Prodrome d'une flore fossile des travertins anciens de Sézanne (*Mém. Soc. Géol. Fr.*, 2e sér., VIII, p. 287). 1868.

—— *c* — Paléontologie française. Plantes jurassiques. Paris, 4 vol., 1872-1891.

—— *d* — Forêts ensevelies sous les cendres éruptives de l'ancien volcan du Cantal, observées par M. *J. Rames*, et conséquences de cette découverte pour la connaissance de la végétation dans le centre de la France à l'époque pliocène (*C. R. Ac. sc.*, LXXVI, p. 290). 1873.

—— *e* — Le monde des plantes avant l'apparition de l'homme. Paris, 1879.

—— *f* — Notice sur l'*Encephalartos Gorceixianus*, Cycadée fossile du dépôt miocène de Koumi (Eubée) (*Bull. Soc. bot. et hort. de Provence*, II, p. 41). 1880.

—— *g* — A propos des Algues fossiles. Paris, 1882.

—— *h* — Les organismes problématiques des anciennes mers. Paris, 1884.

—— *i* — Nouveaux documents relatifs à des fossiles végétaux et à des traces d'Invertébrés associés dans les anciens terrains (*Bull. Soc. Géol. Fr.*, 3e sér., XIV, p. 407). 1886.

—— *j* — Origine paléontologique des arbres cultivés ou utilisés par l'homme. Paris, 1888.

—— *k* — Dernières adjonctions à la flore fossile d'Aix en Provence (*Ann. sc. nat.*, 7e sér., *Bot.* VII, p. 1, 1888; X, p. 1, 1889).

—— *l* — Les inflorescences des Palmiers fossiles (*Rev. gén. de Botan.*, I, p. 229). 1889.

—— *m* — Le *Nelumbium provinciale* des lignites de Fuveau en Provence (*Mém. Soc. Géol. Fr.*, *Paléont.*, I, Mém. no 5). 1890.

—— *n* — Recherches sur la végétation du niveau aquitanien de Manosque (*Ibid.*, Mém. no 9; t. II, 1891; t. III, 1892).

—— *o* — Etude monographique sur les *Rhizocaulon* (*Rev. gén. de Botan.*, VI, p. 241, p. 301, p. 324). 1894.

—— *p* — Flore fossile du Portugal. Nouvelles contributions à la flore mésozoïque, accompagnées d'une Notice stratigraphique par *P. Choffat*. Lisbonne, 1894.

Saporta (G. de) et A.-F. Marion. — *a* — Essai sur l'état de la végétation à l'époque des marnes heersiennes de Gelinden (*Mém. cour. et Mém. sav., étr. Acad. Belg.*, XXXVII, no 6). 1873.

—— —— *b* — Recherches sur les végétaux fossiles de Meximieux (*Arch. Mus. hist. nat. Lyon*, I, p. 131). 1876.

—— —— *c* — Revision de la flore heersienne de Gelinden (*Mém. cour. et Mém. sav. étr. Acad. Belg.*, XLI, no 3). 1878.

Saporta (G. de) et A.-F. Marion. — *d* — L'évolution du règne végétal. 3 vol. Paris, 1881-1885.

Schenk (A.). — *a* — Die fossile Flora der Grenzschichten des Keupers und Lias Frankens. Wiesbaden. 1 vol. et 1 atlas. 1867.

—— *b* — Die fossilen Pflanzen der Wernsdorfer Schichten in den Nordkarpathen (*Palæontographica*, XIX, p. 1). 1869.

—— *c* — Die fossile Flora der nord-deutschen Wealdenformation (*Ibid.*, XIX, p. 203). 1871.

—— *d* — Pflanzliche Versteinerungen (*China*, von *F. v. Richthofen*, IV, p. 209). Berlin, 1883.

—— *e* — Die fossilen Pflanzenreste. Breslau, 1888.

—— *f* — Ueber *Medullosa* Cotta und *Tubicaulis* Cotta (*Abhandl. math. phys. Cl. Sächs. Gesellsch. d. Wissenschaften*, XV, Heft VI). 1889.

—— *g* — et W.-P. Schimper — Handbuch der Palæontologie von *K. A. Zittel*. II. Abth. Palæophytologie. Münich et Leipzig, 1879-1890. — Traité de Paléontologie. Partie II. Paléophytologie. Traduction française par *Ch. Barrois*. Paris, Münich et Leipzig, 1891.

Scheuchzer (J.-J.). — *a* — Herbarium diluvianum. Zürich, 1709. — Editio novissima. Leyde, 1723.

Schimper (W.-P.). — *a* — Traité de paléontologie végétale. Paris, 3 vol. et atlas, 1869-1874.

—— *b* — Handbuch der Palæontologie. (Voir Schenk *g*.)

Schimper (W.-P.) et A. Mougeot. — *a* — Monographie des plantes fossiles du grès bigarré des Vosges. Leipzig, 1844.

Schlotheim (E.-F. von). — *a* — Beschreibung merkwürdiger Kräuter-Abdrücke und Pflanzenversteinerungen. Ein Beitrag zur Flora der Vorwelt. Gotha, 1804.

—— *b* — Die Petrefactenkunde auf ihrem jetzigen Standpunkte. Gotha, 1820.

Schmalhausen (J.). — *a* — Beiträge zur Jura-Flora Russlands (*Mém. Acad. imp. sc. de Saint-Pétersbourg*, 7e sér., XXVII, no 4). 1879.

—— *b* — Die Pflanzenreste der Steinkohlenformation am östlichen Abhange des Ural Gebirges (*Ibid.*, 7e sér., XXXI, no 13). 1883.

—— *c* — Die Pflanzenreste der Artinskischen und Permischen Ablagerungen im Osten des Europäischen Russlands (*Mém. Comité Géol. de Russie*, II, no 4). 1887.

—— *d* — Wissenschaftliche Resultate der von der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zur Erforschung des Janalandes und der Neusibirischen Inseln in den Jahren 1885 und 1886 ausgesandten Expedition. Abth. II. Tertiäre Pflanzen der Insel Neusibirien. Mit einer Einleitung von Baron *E. v. Toll* (*Mém. Acad. sc. St-Pétersbourg*, 7e sér., XXXVII, no 5). 1890.

Schumann (K.). — *a* — Untersuchungen über die Rhizocauleen (*Jahrb. k. preuss. geol. Landesanst. für* 1891, p. 226). 1893.

Scott (D.-H.). — *a* — The anatomical characters presented by the peduncle of Cycadaceæ (*Ann. of Bot.*, XI, p. 399). 1897.

SCOTT (D.-H.). — *b* — On the structure and affinities of fossil plants from the palæozoic rocks. On *Cheirostrobus*, a new type of fossil cone from the Lower Carboniferous strata (Calciferous Sandstone Series) (*Phil. Trans. Roy. Soc. London*, vol. 189, p. 1). 1897.

—— *c* — On the structure and affinities of fossil plants from the palæozoic rocks. III. On *Medullosa anglica*, a new representative of the Cycadofilices. (*Ibid.*, ser. B, vol. 191, p. 81). 1899.

SEWARD (A.-C.). — *a* — Fossil plants as tests of climate. Londres, 1892.

—— *b* — Algæ as rock-building organisms (*Science Progress*, II, n° 7, p. 10). 1894.

—— *c* — Catalogue of the mesozoic plants in the department of geology, British Museum (Natural history). The Wealden Flora. Londres, 2 vol., 1894-1895.

—— *d* — The Glossopteris Flora (*Science Progress*, 1897, p. 178).

—— *e* — On the association of *Sigillaria* and *Glossopteris* in South Africa (*Quart. Journ. Geol. Soc.*, LIII, p. 315). 1897.

—— *f* — On *Cycadeoidea gigantea*, a new Cycadean stem from the Purbeck beds of Portland (*Quart. Journ. Geol. Soc.*, LIII, p. 22). 1897.

—— *g* — Fossil plants, for students of botany and geology. Vol. I. Cambridge, 1898.

—— *h* — Notes on the Binney Collection of Coal-Measure plants (*Proceed. of the Cambridge phil. Soc.*, X, p. 137). 1899.

SOLMS-LAUBACH (H. GRAF ZU). — *a* — Einleitung in die Paläophytologie. Leipzig. 1887.

—— *b* — Ueber die Fructification von *Bennettites Gibsonianus* (*Bot. Zeitung*, XLVIII, p. 789, p. 805, p. 821). 1890.

—— c_1 — Ueber die in den Kalksteinen des Kulm von Glätzisch-Falkenberg in Schlesien erhaltenen structurbietenden Pflanzenreste. I. (*Bot. Zeitung*, 1892, p. 49, p. 73, p. 89).

—— c_2 — Idem. II (*Bot. Zeit.*, 1893, p. 197).

—— c_3 — Idem. III (*Bot. Zeit.*, 1897, p. 219).

—— *d* — Monograph of the Acetabularieæ (*Trans. Linn. Soc. London*, 2[d] ser., V, pt. 1). 1895.

—— *e* — *Bowmanites Römeri*, eine neue Sphenophylleen-Fructification (*Jahrb. k. k. geol. Reichsanst.*, XLV, p. 225). 1895.

—— *f* — Ueber die seinerzeit von Unger beschriebenen strukturbietenden Pflanzenreste des Unterculm von Saalfeld in Thüringen (*Abhandl. k. preuss. geol. Landesanst.*, Heft 23). 1896.

—— *g* — Ueber *Medullosa Leuckarti* (*Bot. Zeitung*, p. 175). 1897.

—— *h* — (E. CAPELLINI E CONTE E. —). — I tronchi di Bennettitee dei Musei italiani (*Mem. Acad. Sc. Istit. Bologna*, ser. V, II, p. 161). 1892.

SQUINABOL (S.). — *a* — Contribuzioni alla flora fossile dei terreni terziarii della Liguria. Gênes, 1889-1892.

STACHE (G.). — *a* — Die Liburnische Grenz-Stufe und deren Grenz-Horizonte (*Abhandl. k. k. geol. Reichsanst.*, XIII, n° 1). 1889.

Standfest (F.). — *a* — Ein Beitrag zur Phylogenie der Gattung *Liquidambar* (*Denkschr. k. Akad. Wiss. Wien*, LV, p. 361). 1892.

Staub (M.). — *a* — *Ctenopteris cycadea*, Brngt. in der fossilen Flora Ungarns (*Földtani Közlöny*, XII, p. 249). 1882.

—— *b* — Angaben zur Geschichte von *Stratiotes aloides* L. (*Botan. Centralbl.*, LVIII, p. 234). 1894.

Steinmann (G.). — *a* — Ueber Boneïna, eine fossile Alge aus der Familie der Codiaceen (*Ber. d. naturforsch. Gesellsch. zu Freiburg i. Br.*, XI, p. 62). 1899.

Stenzel (G.). — *a* — Ueber die Staarsteine (*Nov. Acta. Acad. Leop. Car. nat. curios.*, XXIV, p. 823). 1854.

—— *b* — Die Gattung *Tubicaulis* Cotta (*Mitth. aus d. k. min. geol. u. præhist. Mus. in Dresden*, Heft 8). 1889.

Sternberg (G. von). — *a* — Versuch einer geognostich-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. Leipzig, 1820-1838.

Sterzel (J.-T.). — *a* — Ueber *Dicksoniites Pluckeneti* Schloth. sp. (*Botan. Centralbl.*, XIII, p. 282, p. 313). 1883.

—— *b* — Neuer Beitrag zur Kenntniss von *Dicksoniites Pluckeneti* Brongniart sp. (*Zeitschr. deutsch. geol. Gesellsch.*, XXXVIII, p. 773). 1886.

Stolley (E.). — *a* — Ueber silurische Siphoneen (*Neues Jahrb. f. Min.*, 1893, II, p. 135).

—— *b* — Ueber gesteinsbildende Algen und die Mitwirkung solcher bei der Bildung der skandinavisch-baltischen Silurablagerungen (*Naturwiss. Wochenschr.*, XI, p. 173). 1896.

—— *c* — Untersuchungen über Coelosphaeridium, Cyclocrinus, Mastopora und verwandte Genera des Silur (*Arch. f. Anthropol. u. Geol. Schleswig-Holsteins*, I, p. 177). 1896.

Stur (D.). — *a* — Die Culm-Flora (*Abhandl. k. k. geol. Reichsanstalt*, VIII). 1875-1877.

—— *b* — Die Silur-Flora der Etage H-h_1 in Böhmen (*Sitzungsber. k. Akad. Wiss. Wien*, LXXXIV, Abth. I, p. 330). 1881.

—— *c* — Zur Morphologie und Systematik der Culm und Carbon-Farne (*Sitzungsber. k. Akad. Wiss. Wien*, LXXXVIII, Abth. I, p. 633). 1883.

—— *d* — Die Carbon-Flora der Schatzlarer Schichten (*Abhandl. k. k. geol. Reichsanst.*, XI). 1885-1887.

—— *e* — Die Lunzer (Lettenkohlen) Flora in den « older mesozoic beds of the Coal-Field of Eastern Virginia » (*Verhandl. k. k. geol. Reichsanst.*, 1888, p. 203).

Unger (F.). — *a* — Chloris protogæa. Beiträge zur Flora der Vorwelt. Leipzig, 1847.

—— *b* — Genera et species plantarum fossilium. Vienne, 1850.

—— *c* — Iconographia plantarum fossilium (*Denkschr. k. Akad. Wiss. Wien*, IV, p. 73). 1852.

—— *d* — Sylloge plantarum fossilium (*Ibid.*, XIX, p. 1 ; XX, p. 1 ; XXV, p. 1). 1861-1866.

Van Tieghem (P.). — *a* — Sur le ferment butyrique (Bacillus Amylobacter) à l'époque de la houille (*C. R. Ac. sc.*, LXXXIX, p. 1102). 1879.

Velenovsky (J.). — *a* — Die Gymnospermen der böhmischen Kreideformation. Prague, 1885.

—— *b* — Neue Beiträge zur Kenntniss der Pflanzen des böhmischen Cenomans (*Sitzunsgber. k. böhm. Gesellsch. d. Wissenchaften*, 1886).

—— *c* — Die Farne der böhmischen Kreideformation (*Abhandl. k. böhm. Gesellsch. d. Wissensch.*, VII. Folge, Bd. II). 1888.

—— *d* — Kvetena Ceského Cenomanu (*Rozpravy kralceske spolecnoski Nauk.*, VII). 1889.

Visiani (A. de). — *a* — Palmæ pinnatæ tertiariæ agri Veneti (*Mem. R. Ist. Veneto*, XI). 1864.

Ward (Lester F.). — *a* — The paleontologic history of the genus *Platanus* (*Proc. U. S. Nat. Mus.*, 1888, p. 39).

—— *b* — Origin of the plane-trees (*Amer. Naturalist*, 1890, p. 797).

—— *c* — The Potomac Formation (*U. S. Geol. Surv.*, 15 th. *Ann. Rep.*, p. 307, p. 741). 1895.

—— *d* — Some analogies in the Lower Cretaceous of Europe and America (*U. S. Geol. Surv.*, 16 th. *Ann. Rep.*, p. 463, p. 887). 1896.

Weber (C.-A.). — *a* — Ueber die diluviale Vegetation von Klinge in Brandenburg und über ihre Herkunft (*Engler's botan. Jahrbücher*, XVII, Beibl. Nr. 40). 1893.

Weber (O.). und J.-T. Sterzel. — *a* — Beiträge zur Kenntniss der Medulloseæ (XIII. *Bericht d. naturwiss. Gesellsch. zu Chemnitz*). 1896.

Weberbauer (A.). — *a* — Ueber die fossilen Nymphæaceen-Gattungen *Holopleura* Caspary und *Cratopleura* Weber und ihre Beziehungen zu der recenten Gattung *Brasenia* (*Ber. deutsch. bot. Gesellsch.*, XI, p. 366). 1893.

Weiss (E.). — *a* — Fossile Flora der jüngsten Steinkohlenformation und des Rothliegenden im Saar-Rhein-Gebiete. Bonn, 1869-1872.

—— *b* — Beiträge zur fossilen Flora. Steinkohlen-Calamarien, mit besonderer Berücksichtigung ihrer Fructificationen (*Abhandl, geol. Specialkarte v. Preussen u. d. Thüring. Staaten*, II, Heft 1, 1876. — V, Heft 2, 1884).

—— *c* — Bemerkungen zur Fructification von Nœggerathia (*Zeitschr. deutsch. geol. Gesellsch.*, XXXI, p. 111). 1879.

—— *d* — Ueber eine Buntsandstein-Sigillaria und deren nächste Verwandte (*Jahrb. k. preuss. geol. Landesanst. f.* 1885, p. 356). 1886.

—— *e* — Die Sigillarien der preussichen Steinkohlengebiete. I. Die Gruppe der Favularien, übersichtlich zusammengestellt (*Abhandl. k. preuss. geol. Landesanst.*, VII, p. 227). 1887.

—— *f* — Die Sigillarien der preussischen Steinkohlen- und Rothliegenden-Gebiete. II. Die Gruppe der Subsigillarien. Nach dem handschriftlichen Nachlasse des Verfassers vollendet von *T. Sterzel* (*Abhandl. k. preuss. geol. Landesanst.*, Neue Folge, Heft 2). 1893.

Wettstein (R. von). — *a* — Die fossile Flora der Höttinger Breccie (*Denkschr. k. Akad. Wiss. Wien*, LIX, p. 479). 1892.

White (D.). — *a* — A new tæniopteroid fern and its allies (*Bull. Soc. Geol. America*, IV, p. 119). 1893.

Williamson (W.-C.). — *a* — On the organisation of the fossil plants of the Coal-Measures (*Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 1871-1878. — Part. I, vol. CLXI, p. 477, 1871. — Part. II, III, vol. CLXII, p. 197, p. 283. 1872. — Part. IV, vol. CLXIII, p. 377, 1873.— Part. V, VI, vol. CLXIV, p. 41, p. 675, 1874. — Part. VII, vol. CLXVI, p. 1, 1876. — Part. VIII, vol. CLXVII, p. 213, 1877. — Part. IX, vol. CLXIX, p. 319, 1878. — Part. X, vol. CLXXI, p. 493, 1880. — Part. XI, vol. CLXXII, p. 283, 1881. — Part. XII, vol. CLXXIV, p. 459, 1883. — Part. XIII, vol. CLXXVIII, p. 289, 1887. — Part. XIV, vol. CLXXIX, p. 47, 1888. — Part. XV, XVI, vol. CLXXX B, p. 155, p. 195, 1889. — Part. XVII, vol. CLXXXI B, p. 89, 1890. — Part. XVIII, vol. CLXXXII B, p. 255, 1891. — Part. XIX, vol. CLXXXIV B, p. 1, 1893).

—— *b* — A monograph on the morphology and histology of *Stigmaria ficoides* (*Palæontogr. Soc.*, XL). 1887.

—— c_1 — General, morphological, and histological Index to the Author's collective Memoirs on the fossil Plants of the Coal Measures. Part. I (*Mem. and Proc. Manchester lit. and phil. Soc.*, 4th. ser., IV, p. 53). 1891.

—— c_2 — Idem. Part. II (*Ibid.*, VII, p. 91). 1893.

—— c_3 — Idem. Part. III (*Ibid.*, VIII, p. 54). 1894.

Williamson (W.-C.) and D.-H. Scott. — a_1 — Further observations on the organisation of the fossil plants of the Coal-Measures. Part. I. Calamites, Calamostachys and Sphenophyllum (*Phil. Trans. Roy. Soc. London*, vol. 185 B, p. 863). 1895.

—— —— a_2 — Idem. Part. II. The roots of Calamites (*Ibid.*, vol. 186 B, p. 683). 1895.

—— —— a_3 — Idem. Part. III. Lyginodendron and Heterangium (*Ibid.*, vol. 186 B, p. 703). 1896.

Witham of Lartington. — *a* — The internal structure of fossil vegetables found in the carboniferous and oolithic deposits of Great Britain. Édimbourg. 1833.

Yokoyama (M.). — *a* — Jurassic Plants from Kaga, Hida and Echizen (*Journ. College of Science, Imp. Univ. Japan.* III, p. 1). 1889.

—— *b* — Mesozoic Plants from Kozuke, Kii, Awa and Tosa (*Ibid.*, VII, p. 201). 1894.

Zeiller (R.). — *a* — Végétaux fossiles du terrain houiller (*Expl. Carte géol. Fr.*, IV). 1878.

—— *b* — Observations sur quelques cuticules fossiles (*Ann. sc. nat.*, 6e sér., *Bot.*, XIII, p. 217). 1882.

—— *c* — Examen de la flore fossile des couches de charbon du Tong-King (*Ann. des Mines*, 8e sér., II, p. 299). 1882.

—— *d* — Fructifications de Fougères du terrain houiller (*Ann. sc. nat.*, 6e sér., *Bot.*, XVI, p. 177). 1883.

—— *e* — Cônes de fructification de Sigillaires (*Ann. sc. nat.*, 6e sér., *Bot.*, XIX, p. 256). 1884.

ZEILLER (R.). — *f* — Sur les affinités du genre *Laccopteris* (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, XXXII, p. 21). 1885.

— *g* — Note sur les empreintes végétales recueillies par M. Jourdy au Tonkin (*Bull. Soc. Géol. Fr.*, 3e sér., XIV, p. 454). 1886.

— *h* — Flore fossile du bassin houiller de Valenciennes. Paris, 1886-1888.

— *i* — Études sur le terrain houiller de Commentry. Flore fossile, 1re partie (*Bull. Soc. ind. min.*, 3e sér., II, 2e livr., 1888. — IV, 2e livr., 1890).

— *j* — Note sur quelques empreintes végétales des couches de charbon de la Nouvelle-Calédonie (*Bull. Soc. Géol. Fr.*, 3e sér., XVII, p. 443). 1889.

— *k* — Flore fossile du bassin houiller et permien d'Autun et d'Épinac, 1re partie. Paris, 1890.

— *l* — Études sur la flore fossile des dépôts houillers et permiens des environs de Brive. Paris, 1892.

— *m* — Étude sur la constitution de l'appareil fructificateur des Sphenophyllum (*Mém. Soc. Géol. Fr., Paléont.*, IV, Mém. no 11). 1893.

— *n* — Notes sur la flore des couches permiennes de Trienbach (Alsace) (*Bull. Soc. Géol. Fr.*, 3e sér., XXII, p. 163). 1894.

— *o* — Sur les subdivisions du Westphalien du Nord de la France d'après les caractères de la flore (*Ibid.*, XXII, p. 483). 1895.

— *p* — Note sur la flore fossile des gisements houillers de Rio Grande do Sul (Brésil méridional) (*Ibid.*, XXIII, p. 601). 1896.

— *q* — Étude sur quelques plantes fossiles, en particulier Vertebraria et Glossopteris, des environs de Johannesburg (Transvaal) (*Ibid.*, XXIV, p. 349). 1896.

— *r* — Remarques sur la flore fossile de l'Altaï, etc. (*Ibid.*, XXIV, p. 466). 1896.

— *s* — Les provinces botaniques de la fin des temps primaires (*Rev. Gén. des sciences*, VIII, p. 5). 1897.

— *t* — Observations sur quelques Fougères des dépôts houillers d'Asie Mineure (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, XLIV, p. 195). 1897.

— *u* — Revue des travaux de paléontologie végétale publiés dans le cours des années 1893-1896 (*Rev. Gén. de Bot.*, IX, p. 324, p. 360, p. 399, p. 449; X, p. 26, p. 69). 1897-1898.

— *v* — Contribution à l'étude de la flore ptéridologique des schistes permiens de Lodève (*Bull. Muséum de Marseille*, I, fasc. II, p. 9). 1898.

— *x* — Sur la découverte, par M. Amalitzky, de *Glossopteris* dans le Permien supérieur de Russie (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, XLV, p. 392). 1899.

— *y* — Étude sur la flore fossile du bassin houiller d'Héraclée (Asie Mineure) (*Mém. Soc. Géol. Fr., Paléont.*, VIII-IX, Mém. no 21). 1899.

ZIGNO (A. DE). — *a* — Flora fossilis formationis oolithicæ. Le piante fossili dell'oolite. Padoue, 2 vol. 1856-1885.

INDEX ALPHABÉTIQUE DES NOMS

DE CLASSES, DE FAMILLES, DE GENRES ET D'ESPÈCES

D

E

M

N

O

P

Q

R

TABLE DES MATIÈRES

ÉVREUX, IMPRIMERIE DE CHARLES HÉRISSEY

